This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

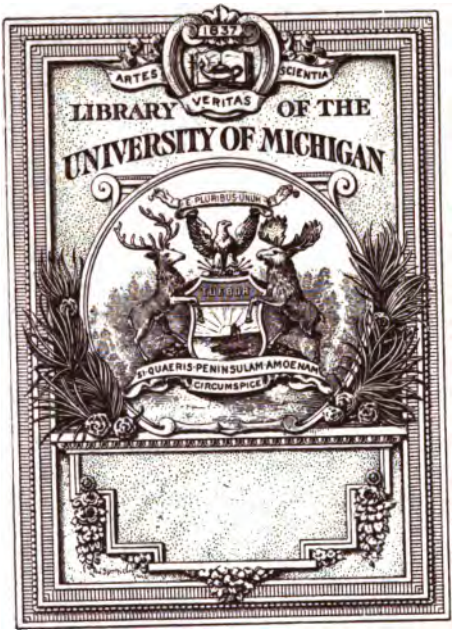
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

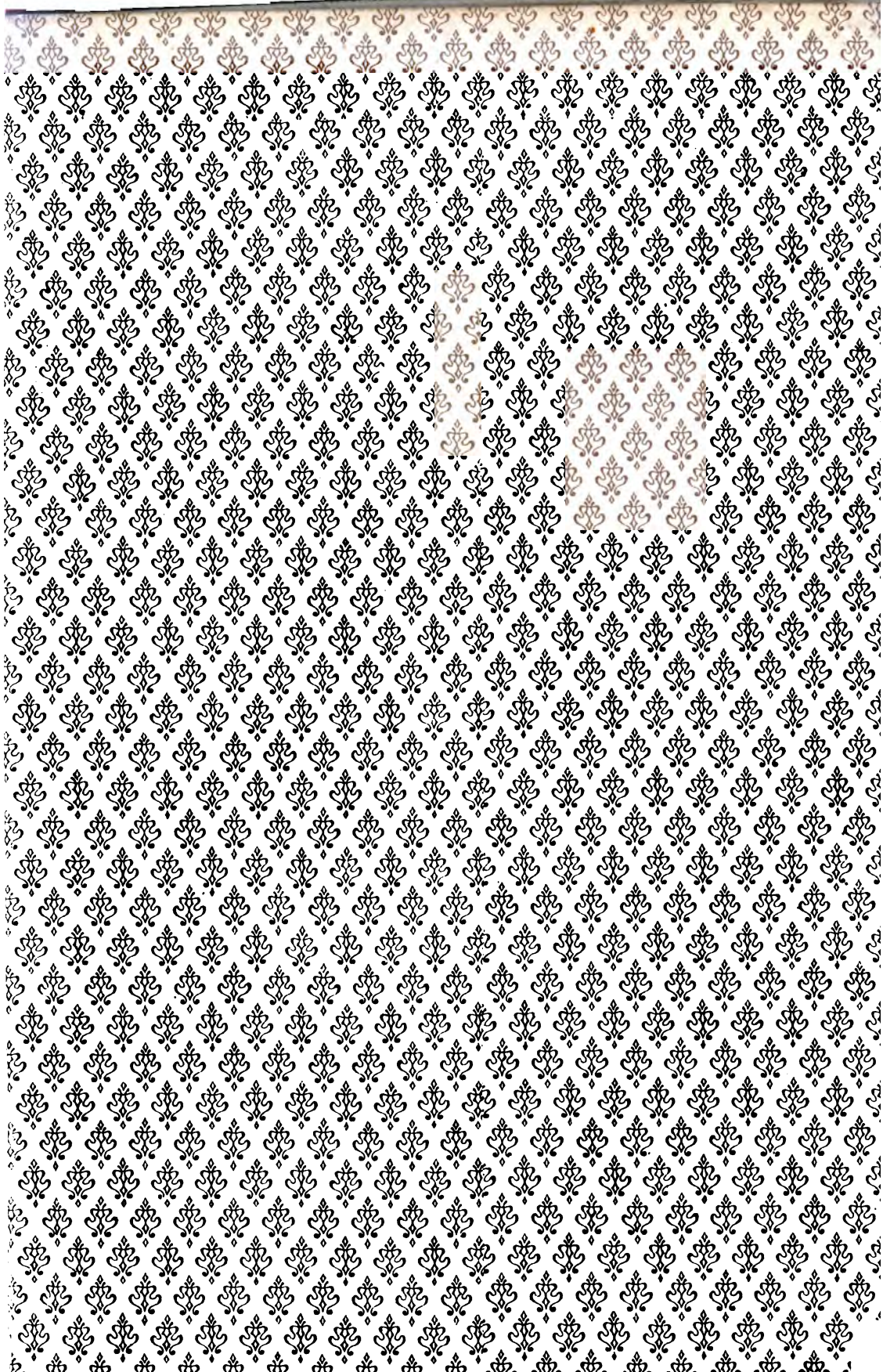
About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

BUHR B

a39015 00006334 0b


ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



SCIENCE LIBRARY
QH
301
.V96

VORTRÄGE UND AUFSÄTZE

ÜBER

ENTWICKELUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN

UNTER MITWIRKUNG VON

PROF. E. ALBRECHT, FRANKFURT A M., PROF. D. BARFURTH, ROSTOCK, PROF. E. BATAILLON, DIJON, PROF. BENEKE, MARBURG, PROF. TH. BOVERI, WÜRZBURG, PROF. H. BRAUS, HEIDELBERG, PROF. C. M. CHILD, CHICAGO, PROF. YV. DELAGE, PARIS, PROF. A. FISCHEL, PRAG, DOC. DR. R. FUCHS, ERLANGEN, PROF. W. GEBHARDT, HALLE, PROF. E. GOLDLEWSKI JUN., KRAKAU, PROF. GR. HARRISON, NEW HAVEN, PROF. C. HERBST, HEIDELBERG, DOC. DR. AM. HERLITZKA, TURIN, DOC. DR. E. KÜSTER, HALLE, PROF. J. LOEB, BERKELEY, PROF. O. MAAS, MÜNCHEN, PROF. T. H. MORGAN, NEW YORK, PRIV.-DOC. DR. H. PRZIBRAM, WIEN, PROF. RHUMBLER, MÜNDEN, PROF. E. SCHWALBE, ROSTOCK, PROF. SPEMANN, WÜRZBURG, PROF. STRASSER, BERN, PROF. TORNIER, BERLIN, PROF. EDM. WILSON, NEW YORK, UND ANDEREN.

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. WILHELM ROUX.

HEFT III.

ANWENDUNG ELEMENTARER MATHEMATIK AUF BIOLOGISCHE PROBLEME

VON

HANS PRZIBRAM.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1908.

HEFT III.

ANWENDUNG
ELEMENTARER MATHEMATIK
AUF
BIOLOGISCHE PROBLEME.

NACH VORLESUNGEN,

GEHALTEN AN DER WIENER UNIVERSITÄT
IM SOMMERSEMESTER 1907

VON

HANS PRZIBRAM.

MIT 6 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1908.

Alle Rechte, besonders das der Übersetzung, werden vorbehalten.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Vorwort.

Während die anorganischen Disziplinen der Physik und Chemie längst von der qualitativen zur quantitativen Experimentalmethode übergegangen sind, ist immer noch unter den Biologen eine gewisse Scheu vor der zahlenmäßig genauen Formulierung biologischer Erscheinungen wahrzunehmen, und so wird auch bei den Laien der Eindruck hervorgerufen, als ob diese Lebenserscheinungen sich überhaupt der strengen mathematischen Gesetzmäßigkeit entziehen möchten.

Dabei erstreckt sich dieser Skeptizismus jedoch nicht auf die funktionelle Physiologie und physiologische Chemie, welche es mit der Erforschung der Verrichtungen einzelner Organe des Tier- oder Pflanzenkörpers zu tun haben und längst gewohnt sind, mit mathematischen Maßmethoden zu hantieren.

Es soll sich daher der vorliegende Versuch, die Berechtigung und Tunlichkeit der mathematischen Behandlung biologischer Probleme darzutun, nur mit der Biologie im engeren Sinne befassen, mit Wachstum, Formbildung, Vererbung, Artbildung und Seelenlehre.

Das Literaturverzeichnis gibt durchaus keine erschöpfende Darstellung aller einschlägigen Arbeiten, dürfte aber genügen, um die weitere Literatur aufsuchen zu können.

Wien, Biologische Versuchsanstalt (Prater), Herbst 1907.

Hans Przibram.

182530

Inhalt.

		Seite
Vorwort		V
I. Vortrag.	Einleitung: Möglichkeit mathematischer Biologie	1
II. „	Raum	9
III. „	Zeit und Geschwindigkeit	17
IV. „	Energie	26
V. „	Gleichgewicht	35
VI. „	„Chance" (Zufallsbestimmung)	44
VII. „	Kombinationen	51
VIII. „	Variation und Selektion	60
IX. „	Psychophysik und Rhythmus	69
Literaturverzeichnis		78

Figurenverzeichnis.

Fig. 1.	Darstellung gerader Proportionalität	8
„ 2.	Kurve der Temperaturabhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeiten	33
„ 3.	Kurve der Geschwindigkeitsabnahme fortschreitender Regeneration	38
„ 4.	Kurve der Abhängigkeit der Häutungsgeschwindigkeit von der Amputationszeit junger Hummer	42
„ 5.	Prozentuarisches Variationspolygon der Stachelzahl der Rückenflosse bei Acerina cernua	63
„ 6.	Logarithmische Kurve	71

I.

Einleitung: Möglichkeit mathematischer Biologie.

Mathematische Biologie!

Vielen scheint dies ein Widerspruch in sich zu sein. Und doch muss die Anwendung der Mathematik auf biologische Probleme das Bestreben dessen sein, der in der Biologie exakte Beweise, nicht bloß Phantasieanregung sucht. „Ich behaupte aber, daß in jeder besonderen Naturlehre nur so viel eigentliche Wissenschaft angetroffen werden könne, als darin Mathematik anzutreffen ist."

Diese Worte schrieb Kant 1786.

Und der Mitbegründer der mathematischen Entstehungsgeschichte des Weltalls nahm keinen Anstand, mit Bezug auf den damaligen Stand der Chemie zu erklären:

„So lange also noch für die chemischen Wirkungen der Materien aufeinander kein Begriff ausgefunden wird, der sich konstruieren läßt, d. i. kein Gesetz der Annäherung oder Entfernung der Teile angeben lässt, nach welchem etwa in Proportion ihrer Dichtigkeiten und dergleichen ihre Bewegungen samt ihren Folgen sich im Raume a priori anschaulich machen und darstellen lassen (eine Forderung, die schwerlich jemals erfüllt werden wird), so kann Chemie nichts mehr als systematische Kunst oder Experimentallehre, niemals aber eigentliche Wissenschaft werden, weil die Prinzipien derselben bloß empirisch sind und keine Darstellung a priori in der Anschauung erlauben, folglich die Grundsätze chemischer Erscheinungen ihrer Möglichkeit nach nicht im mindesten begreiflich machen, weil sie der Anwendung der Mathematik unfähig sind."

Allein wenige Jahre später beginnt die Chemie, den düsteren Prophezeiungen Kants spottend, die von ihm mit seltener Schärfe als Notwendigkeit für die mathematische Behandlung geforderten Verhältnisse aufzudecken. Heute zählt sie, dank den Gesetzen der Wertigkeit und des periodischen Systems mit Astronomie und Physik zu den exakten Wissenschaften.

Hingegen ist die Biologie noch weiter vom Ideale Kants zurückgeblieben und in verschiedenen Tonarten hört man von der gänzlichen Aussichtslosigkeit einer mathematischen Behandlung biologischer Probleme sprechen.

Bald wird dieselbe als unnötig, bald als unmöglich, günstigstenfalls als verfrüht hingestellt.

Unnötig!

Man könne nämlich mittelst Mathematik nicht mehr herausbekommen als ohne sie. Brauche ich erst auf die Vorteile der mathematischen Behandlung bei anderen Disziplinen hinzuweisen?

Denken wir etwa an das Fallgesetz. Ohne mathematische Formulierung könnte man sagen, die Körper haben das Bestreben, zur Erde zu fallen, und zwar um so rascher, je länger sie fallen. Allein nur die messenden, also bereits mit mathematischen Mitteln operierenden Versuche waren imstande, die Beziehung der Schwerkraft auf der Erde zu den Bewegungen der Gestirne aufzudecken und so das Fallgesetz zu dem umfassenderen Massenanziehungsgesetze zu erweitern. Welche Denkökonomie ist es nun, mit einer Formel die Bewegung der Massen im ganzen Weltenraume zu begreifen! Und wie Mach trefflich auseinandersetzt, ist ja gerade die Ökonomie des Denkens das Hauptziel der reinen Wissenschaften.

Aber nicht nur beim Zuge ins Allgemeine, auch bei jeder Einzelheit ist die mathematische Behandlung, etwa neben der bildlichen Darstellung, die einzige, welche uns präzise Begriffe zu vermitteln imstande ist.

Freilich ist die Präzision etwas, das sehr gerne in der Biologie hintangesetzt wird, und hinter dem Bollwerke der „ohnehin großen individuellen Abweichungen“ verschanzt, wird ein reichlicher Ge-

brauch gemacht von den bequemen Wörtchen „etwa", „ungefähr", „annähernd", „zirka", „von — bis" usf.

Ich werde später Gelegenheit haben, auf die mathematische Behandlung der individuellen Abweichungen selbst einzugehen. Jetzt möchte ich nur klarlegen, daß eine nicht präzise Behandlung der Einzelfälle auch in den „exakten" Wissenschaften zu scheinbaren individuellen Abweichungen führen müßte: berücksichtigt man beim freien Falle nicht alle Nebenumstände, wie Form des Körpers, Dichte der Luft, Nähe anderer anziehender Kräfte als die Gesamterdmasse etc., so werden die einzelnen fallenden Körper sich recht „individuell" verhalten, ja diese Verschiedenheit ist so groß, daß man bekanntlich lange Zeit geglaubt hat, die schwereren Körper fielen aus inneren Gründen rascher als die leichten, bis man den verschiedenen Luftwiderstand als ausschlaggebendes Moment erkannte.

Der Hauptwert der mathematischen Methode liegt jedoch in der Möglichkeit, Gleichungen für den Ablauf der Geschehensarten aufzustellen. Diese Formeln gestatten durch Einsetzung der besonderen Werte für besondere Fälle das Eintreten eines bestimmten Geschehens vorherzusagen und dann wieder aus dem Eintreten des Erwarteten auf die Richtigkeit der Prämissen zu schließen.

Dabei ist die Wahrscheinlichkeit für deren Richtigkeit deshalb größer als bei gewöhnlichen, nicht zahlenmäßig formulierten logischen Schlüssen, weil die Wahrscheinlichkeit der Übereinstimmung o h n e Berücksichtigung der Prämissen namentlich bei mehrstelligen oder stark verschiedenen Zahlenwerten eine verschwindend kleine ist, während sie sich bei einer gewöhnlichen Alternative, z. B. ob Kopf oder Adler beim Aufwerfen eines Geldstückes nach oben zu liegen kommen, wie 1 : 1 verhält.

Durch Umformung einer erhaltenen Gleichung nach den allgemeinen mathematischen Rechnungsarten können Beziehungen zwischen zwei Formeln aufgedeckt werden, die in der Beobachtung des Geschehens selbst dem Forscher entgangen waren. Zahlenmäßige Angaben können dann auch noch nachträglich zur Kontrolle der Richtigkeit dieser Beziehung verwendet werden. Beispiele hierfür

werden wir z. B. bei Besprechung des Einflusses der Wärme auf biologische Prozesse kennen lernen.

Stellt es sich heraus, daß zwei Prozesse nach derselben Gleichung verlaufen, so sind wertvolle Fingerzeige für die Verfolgung weiterer Analogien unter denselben gegeben.

Ich denke, eine Methodik, welche Ökonomie, Präzision, Voraussage, heuristischen Wert, hohe Wahrscheinlichkeit und daher Beweiskraft, Verknüpfung einzelner Regeln zu allgemeinerer Gesetzmäßigkeit gestattet, wäre gerade das, was der Biologie bis in unsere Zeit hinein so sehr gefehlt hat.

Aber ihre Anwendung ist unmöglich!

Und zwar deshalb, weil die biologischen Prozesse nicht nach jenen starren Schemen verlaufen wie die Prozesse der anorganischen Natur.

Diese Ansicht basiert auf drei Vorurteilen; erstlich, daß ein durchgreifender Unterschied zwischen den Lebensprozessen und anorganischen bestehen müsse;

zweitens, daß die mathematisch formulierten Gesetze der Physiker in jedem Einzelfalle das volle Geschehen bestimmen, und endlich

drittens, daß ein nicht eindeutiges Geschehen einer mathematischen Behandlung unzugänglich sei.

Die unbedingte Verschiedenheit des Verhaltens physikalisch-chemischer Vorgänge und biologischer wird schon dadurch widerlegt, daß ja bei den Lebensprozessen physikalische und chemische Vorgänge eine große Rolle spielen, wenn man schon auf die gänzliche Zurückführung des Lebens auf Physik und Chemie zunächst vorsichtigerweise verzichten will.

Daß die Physiker nicht in jedem einzelnen Falle die völlige Realisierung ihrer berechneten Zahlen erwarten, zeigt schon die angewandte Methode der Gewinnung von wahrscheinlich richtigeren Werten aus den Durchschnittszahlen mehrerer Beobachtungen, worauf wir in gleicher Weise bei biologischen Messungen Bedacht nehmen werden. Man addiert einfach alle erhaltenen Werte und dividiert durch die Anzahl der Fälle.

Hier sehen wir also das Moment der Wahrscheinlichkeit auftreten. Die Berechnung möglicher Kombinationen führt uns zu

einer Wahrscheinlichkeitsrechnung, die es nicht mehr mit der Richtigstellung begangener Beobachtungsfehler, sondern damit zu tun hat, was für eine Anzahl Fälle nach einer bestimmten Richtung ausgehen wird, ohne Rücksicht darauf, welcher „individuelle" Fall in diese Gruppe gelangen wird. Wenn z. B. in einem Sacke zweimal so viel schwarze Kugeln als weiße darin sind, so wird die Wahrscheinlichkeit, eine schwarze zu ziehen, doppelt so groß sein als die, eine weiße zu ziehen, obzwar es sich bei jedem einzelnen Griffe nicht bestimmen läßt, ob schwarz oder weiß gezogen wird. Das nicht eindeutig bestimmte Problem kann also der mathematischen Behandlung zugeführt werden.

Doch ist es vielleicht in der Biologie verfrüht?

Diesen Einwand zu widerlegen, soll das vorliegende Büchlein dienen. Aber ist es eigentlich notwendig, erst die bereits erzielten Erfolge einer mathematischen Betrachtungsweise in der Biologie zu schildern, wo doch gerade von dieser zwei der bedeutendsten mathematischen Formulierungen im vergangenen Jahrhundert der Physik und Chemie geschenkt worden sind: von den Physiologen Robert Mayer und Helmholtz die Erhaltung der Energie, vom Pflanzenphysiologen Pfeffer der osmotische Druck im Prinzipe.

Gerade jetzt, wo die von Roux zu kräftiger Blüte gebrachte Entwickelungsmechanik mit dem jugendlichen Optimismus ihrer Sturm- und Drangzeit sich an die experimentelle Lösung der bisher vorwiegend spekulativ behandelten biologischen Probleme wagt und auch die Ermittelung der Quantität des Wirkens jedes gestaltenden Faktors in ihr Programm aufgenommen hat, scheint es mir die richtige Zeit, alle Ansätze zu einer exakten, mathematischen Behandlung sorgfältig zu sammeln und weiter zu bilden.

Wenn die qualitativen Versuche immer mehr zu quantitativen sich ausgestalten, werden alle Vorteile der mathematischen Behandlung ebenso wie der Physik und Chemie, so auch der Biologie sich zuwenden.

Wer freilich ohne messende Versuche mathematische Operationen ausführt, der wird die Probe auf die Richtigkeit seiner Rechnungen meist schuldig bleiben.

Die Frage ist nun, welche Maße uns zur Messung von Lebensgeschehen zur Verfügung stehen?

Auf den ersten Blick scheint die Quantität bei den biologischen Prozessen so durchaus gegen die Mannigfaltigkeit der Qualität zurückzustehen, daß die Auffindung von Vergleichsmaßen hoffnungslos aussieht.

Aber hier ist der Unterschied gegenüber den anorganischen Geschehensarten auch bloß scheinbar: die verschiedenen Qualitäten treten z. B. bei den chemischen Elementen oder bei den Lichtstrahlen verschiedener Farbe ebenso deutlich hervor als bei der Entwickelung verschiedener Tierarten oder deren Funktionen. Den Physikern ist es gelungen, durch eine mathematische Behandlung der Wellenlehre auch die Qualitäten der Farben in Quantitäten der Wellenlängen auszudrücken und dieselben jetzt mit anderen solchen Quantitäten anderer Qualität (akustische, elektrische Wellen etc.) vergleichbar zu machen. Die Chemiker haben durch den Ausbau der Molekulartheorie, der Stereochemie und des periodischen Systemes die ursprünglich rein qualitativ erscheinenden Stoffunterschiede auf eine Abhängigkeit von der Quantität der Atomanzahl, der Atomanordnung und des Atomgewichtes zurückgeführt. Und jetzt sind sie daran, das Atomgewicht selbst wieder als Kombination niedrigerer Einheiten aufzufassen.

So braucht auch die Biologie nicht vor der Aufgabe zurückzuscheuen, Qualitäten in Quantitäten aufzulösen.

Ebenso wie das unorganische Geschehen spielen sich die Lebensprozesse in Raum und Zeit ab, ebenso wie die unorganischen Körper weisen die lebenden Masse auf und formen eine Energie in die andere um.

Maßstab und Uhr, Wage und Thermometer und wie die Meßapparate für die übrigen Energiespannungen heißen mögen, stehen dem Biologen ebenso zur Verfügung wie dem Anorganiker.

Auch die Einheiten der Maßsysteme können meist unverändert in die Biologie eingeführt werden, Zentimeter, Sekunde und Gramm, ebenso wie Zentigrad usf.

Wo es sich um gesonderte, einander gleichwertige Objekte handelt, ist oft die einfache Zählung ausreichend; dann kommen höchstens noch Zählapparate in Betracht, welche ähnlich den Zählkassen konstruiert sind. Als Einheit gilt dann natürlich das einzelne Objekt, sei es jetzt eine Zelle oder ein ganzes Tier oder eine zusammenhängende Kolonie.

Wie dieselben Maße, Maßstäbe und Maßeinheiten für alle realen Disziplinen verwendbar sind, so sind auch keine besonderen Rechnungsarten für die Biologie erforderlich.

Gegenwärtig finden wir noch mit der elementaren Mathematik unser Auskommen, wenngleich die Anwendung von Differentialrechnung manche schleppende Ableitung — freilich ohne Erhöhung ihrer Genauigkeit — einst wird beseitigen können.

Sind wir uns bei einer Erscheinung der anzuwendenden Maßmethode, des Maßstabes, der Maßeinheit und der Rechnungsart klar geworden, so handelt es sich noch darum, welche Form wir für die Darstellung der Resultate wählen wollen.

Die Form von Gleichungen bietet den Vorteil einer leichten weiteren Verwendung zu mathematischen Folgerungen und Berechnung einzelner Fälle.

Eine größere Anschaulichkeit kommt aber der graphischen Darstellung zu, die noch den weiteren Vorteil hat, daß sich fehlende Zwischenwerte ohne Berechnung ablesen lassen, allerdings unter der Voraussetzung, dass die durch Verbindung der ermittelten Werte erhaltene Kurve einen regelmäßigen Verlauf aufweisen soll.

Zur Darstellung von Kurven bedienen wir uns des fortlaufend nach beiden Dimensionen in Quadratmillimeter geteilten „Millimeterpapieres“. Ist z. B. die Abhängigkeit einer Größe a von einer anderen b die der einfachen Proportionalität, so können wir dies als Gleichung in der Form $a = k \cdot b$ schreiben, worin k eine konstante Zahl ist, deren Größe aus der Gleichung sich als

$$k = \frac{a}{b}$$

ergibt.

Zur graphischen Darstellung tragen wir die fortlaufenden Werte (Fig. 1: a_1, a_2, a_3 . . . .) der Größe a von einem Koordinatenanfangspunkt von links nach rechts auf der horizontalen „Abszissen"achse auf, die zugehörigen, abhängigen Werte b in senkrechter Richtung über jedem a-Werte als „Ordinaten" auf.

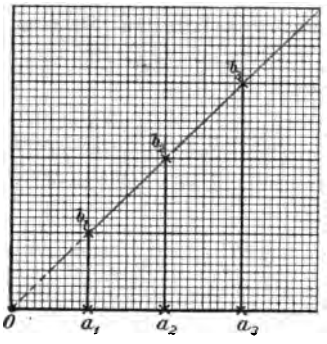


Fig. 1.
Darstellung gerader Proportionalität.

Durch Verbindung aller b-Punkte erhalten wir eine charakteristische Linie und zwar für die Proportionalität eine Gerade, wie sich ja aus der Figur unmittelbar geometrisch ergibt, da diese Linie eine Seite eines durch Parallele proportional geteilten Dreiecks darstellt.

Für die verkehrte Proportionalität, das heißt, wenn mit zunehmendem Werte für a, der Wert für b in entsprechendem Maße ab nimmt, erhalten wir die Gleichung

$$a = \frac{k}{b},$$

also

$$k = ab,$$

und als graphische Darstellung eine Hyperbel (vergl. Fig. 3 S. 38).

Bei nicht-proportionaler Zuordnung erhalten wir gekrümmte oder geknickte Linien, nach welchen die graphischen Darstellungen allgemein als Kurven bezeichnet werden.

Es möge dies zur allgemeinen Orientierung genügen und sogleich zur Behandlung einiger biologischer Probleme geschritten werden.

II.

Raum.

Wie die anorganischen Vorgänge spielen sich auch die Lebensprozesse im Raume ab.

Betrachten wir zunächst ein Lebewesen, so stellt es eine geometrische Begrenzung und Gestaltung unseres dreidimensionalen Raumes dar.

Für diese bestimmte Abgrenzung, der „*πέρας*" Platos im unendlich gestaltlosen, aber gerade deshalb aller Gestaltungen fähigen Raume, dem „*ἄπειρον*" Platos müssen bestimmte Ursachen angegeben werden, die „*αἰτία*" Platos.

Jede Abgrenzung innerhalb des Raumes beruht auf der stofflichen Verschiedenheit der Grenzflächen, welche die Verwischung der Grenzen verhindert.

Im einfachsten Falle haben wir es mit zwei Stoffen oder Stoffkomplexen zu tun, von denen dann natürlich der eine ganz von dem anderen umschlossen sein muß, da sonst eine dritte Grenze vorhanden sein müßte. Ein solcher Fall ist zum Beispiel der eines in einer gleichschweren Flüssigkeit schwebenden Tropfens einer anderen, mit der ersten nicht mischbaren Flüssigkeit.

Ist hier eine weitere Ursache für die Abgrenzungsform außer der Unmischbarkeit nicht gegeben, so tritt die Kugelform auf, da nur bei dieser nach keiner Richtung eine Verschiedenheit im Krümmungsmaße der Grenzfläche vorhanden ist, wir aber für jede auftretende Verschiedenheit eine neue Ursache fordern müssen.

Unter Oberfläche verstehen wir die Summe jener Grenzflächen, welche einen Körper von dem umgehenden Medium trennen, unter Volum den von dieser Oberfläche abgegrenzten Raumteil.

Bezeichnen wir den Radius einer Kugel mit r, so ist

$$\text{die Oberfläche} = 4\,\pi r^2,$$

$$\text{das Volum} = \frac{4}{3}\,\pi r^3$$

und das Verhältnis von

$$\frac{\text{Volum}}{\text{Oberfläche}} = \frac{4}{3}\,\pi r^3 : 4\,\pi r^2 = \frac{r}{3}.$$

Das Verhältnis zwischen Volum und Oberfläche ist also bei wachsendem Radius kein konstantes, sondern wächst zuungunsten der Oberfläche.

Gehen wir von der allgemeinen Betrachtung der Kugel zu lebenden Einheiten in Kugelgestalt über. Solche werden nach dem Gesagten vorwiegend bei nicht-differenzierten Lebewesen auftreten, solange die verschiedenen Richtungen nicht in verschiedener Weise sich ausbilden.

Es sind dies außer wenigen Protozoën die Eier und ersten Furchungszellen der Metazoën. Während bei einem Körper, der in einem Medium ohne weiterer Beziehung zu demselben schwebt, eine beliebige Größe bei kugelförmiger Abgrenzung vorhanden sein könnte, da das Verhältnis der Oberfläche zum Volum nicht weiter in Betracht käme, ändert sich dies, sobald der Körper durch seine Oberfläche in eine bestimmte Beziehung zum Medium tritt. Diese Beziehung muß in proportionaler Abhängigkeit zur Oberfläche stehen, man denke z. B. an die Bildung einer Oxydschicht an einem Metalle oder die Aufnahme von Sauerstoff durch die Oberfläche eines hautatmenden Tieres. Je größer der Kugelradius wird, um so weniger vermag die Oberfläche im Verhältnis zum Volum die Beziehung herzustellen, ein großer Metalltropfen wird im Innern von der Oxydation verschont bleiben, wo der kleine bereits ganz in Oxyd übergeführt war; das kleine Tier wird leichter die zur Versorgung seiner Gewebe notwendige Sauerstoffmenge aufnehmen als das sonst gleich konstruierte große (vergl. Claus).

Bei einer Bewegung irgend eines Körpers in einem Widerstand leistenden Medium kommt es auch wieder auf das Verhältnis von Oberfläche zu Volum an. Ein größerer Körper findet verhältnismäßig weniger Widerstand als ein kleiner, daher beim Fliegen ein sonst analog gebauter Körper bei kleinerer Größe mit verhältnismäßig kleineren Tragflächen sein Auskommen finden kann. Ist die Begrenzungs- oder Oberflächengröße für einen Körper nicht gleichgültig, so ist für seinen Bestand eine bestimmte absolute Größe notwendig.

Wir finden in der Tat bei Eiern und sonstigen runden Zellen nicht eine beliebige Größe, sondern diese schwankt für das Ei jeder Art, für jede Zelle jeder Art nur innerhalb geringer Grenzen.

Diese von Driesch als „Fixe Zellgröße" bezeichnete Regel ist z. B. von Conklin bei Zwergen der Schnecke Crepidula, die nur $^1/_{25}$ des Volums von Riesen derselben Art ausmachten, nachgeprüft worden: trotz dieser großen Verschiedenheit des Gesamtvolums zeigten Epidermis-, Nieren-, Leber-, Darmkanalzellen und Zellen anderer Gewebe bei Riesen und Zwergen die gleiche Größe und waren bei letzteren nur entsprechend weniger an Zahl.

Ein gutes Mittel, um unter sonst gleichen Bedingungen die Gesamtgröße eines Tieres zu verkleinern, ist die Verkleinerung des Eiausgangsmateriales durch Isolation von Furchungszellen (Blastomeren). Der Bruchteil des Eies, den die isolierten Blastomeren ausmachen, wird nach Driesch „Keimwert" genannt.

Dieser Keimwert wird in Form eines Bruches (m/n) geschrieben, in dem der Nenner (n) die Anzahl der Blastomeren angibt, in welche das Ei bei Vornahme der Isolierung gefurcht war, der Zähler (m) hingegen die Anzahl der Blastomeren des isolierten, zur Weiterentwickelung verwendeten Eiteiles.

Wenn also gleich auf dem Zweizellenstadium eine Isolation vorgenommen wird, so ist bloß der Keimwert $^1/_2$ möglich.

Auf dem Vierzellenstadium kann hingegen der Keimwert $^1/_4$, $^2/_4$ und $^3/_4$ zur Beobachtung gelangen, wobei $^2/_4$ nicht mit $^1/_2$ des Zweizellenstadiums identisch zu sein braucht, weil sich eine der

Blastomeren von der Teilung der einen, die andere von der der zweiten Blastomere des Zweizellenstadiums herleiten kann.

Wurden aus isolierten Blastomeren Larven aufgezogen, die verkleinerte Ganzbildungen darstellen, sozusagen künstliche Zwerge, so ergaben Zählungen nach den Versuchen von Morgan und Driesch, Herlitzka und Boveri, daß die Anzahl der Elemente der Chorda von Phallusia und Amphioxus, des Mesenchyms von Echinus- und Sphaerechinus, der Darmregionen von Asterias usf. dem Keimwerte proportional verkleinert war, hingegen die Zellgröße analoger Zellen bei Larven aus ganzen oder geteilten Eiern die gleiche war.

Analog verhielten sich künstliche Riesen, die aus der Verschmelzung von zwei Seeigeleiern entstanden, also den Keimwert von $^2/_1$ besaßen. Bezeichnen wir die Anzahl der Zellen eines Organes mit $\mathfrak{z}$, so haben wir allgemein die Beziehung $\mathfrak{z} = k \cdot m/n$, wobei die Konstante k die Zahl angibt, welche das Organ bei dem normalen Keimwerte $^1/_1$ besitzt.

Das Gesetz der fixen Zellgröße gilt nur unter bestimmten Voraussetzungen. Verändert sich die Gestalt der Zellen oder ihre Funktion, so verändert sich auch ihre Größe; Organe, bei welchen die Verkleinerung des ganzen Körpers zu einer funktionellen Verknüpfung mit weniger Zellen führen muß, werden auch selbst eine Verkleinerung erfahren; dies bestätigen in der Tat die Zählungen von Levy an Ganglienzellen großer und kleiner Hunde und anderer Tiere.

Jedoch auch für die runden und gleichwertigen Zellen, z. B. Blastomeren, gilt das Gesetz der fixen Zellgröße bloß unter der Voraussetzung, daß an der Kernmasse nichts geändert wurde. Wir haben bisher die Zellen so betrachtet, als ob sie homogener Substanz wären. Das ist jedoch schon deshalb bloß eine Annäherung, weil ja keine Zelle ohne Zellkern lebensfähig bleibt.

Boveri hat nun durch eine Reihe messender Versuche an Eiern, deren Zellen in bezug auf die Kernmasse verschieden waren, nachgewiesen, daß mit jeder Änderung in der Masse der Kerne eine bestimmte Änderung der Zellgröße mitgegeben ist.

Um die Möglichkeit der genau quantitativen Abänderung der Kernmasse zu verstehen, müssen wir auf die Teile eines Kernes eingehen. Bekanntlich werden in jedem Kern zu bestimmten Zeiten der Kernteilungstätigkeit eine Anzahl von scharfbegrenzten und stark färbbaren Körpern, sogenannte Chromosomen, sichtbar. In allen Zellen eines Tieres scheint stets dieselbe Zahl in einem Kerne zu liegen: eine Ausnahme macht jedoch die reife Geschlechtszelle, mag sie ein Spermatozoon des Männchens, oder eine Eizelle des Weibchens darstellen. Hier findet sich stets die Hälfte der sonst gültigen Chromosomenzahl, also wenn in den Körperzellen 18 vorhanden sind, bloß 9 in den Geschlechtszellen; die geringste mögliche Anzahl in Körperzellen (C_s) ist daher 2, weil dann für die Geschlechtszellen das Minimum einer Anzahl, nämlich 1, übrig bleibt. Allgemein ist also die Zahl der Chromosome (C) in den Geschlechtszellen (G) . . . $C_g = \frac{C_s}{2}$.

Die „Reduktionsteilung", durch welche aus den unreifen Geschlechtszellen die Hälfte der Chromosomenanzahl ausgeschieden wird, hat nun, wie Weismann auseinandersetzte, die Bedeutung, daß bei der Vereinigung von Spermatozoon- und Eikern, die der Besamung folgt, wieder die normale Chromosomenzahl der Körperzellen hergestellt ist. Bei den folgenden Teilungen werden die einzelnen Chromosomen in 2 Teile gespalten und auf die zwei neugebildeten Zellen verteilt, wo sie auf die normale Chromosomengröße wieder heranwachsen.

Da nun Eier sich auch weiter entwickeln können, wenn bloß der männliche oder der weibliche Vorkern anwesend waren, so gibt es nach Boveri fünf verschiedene Wege, um Körperkerne mit einer geringeren Anzahl von Chromosomen zu erhalten:

1. Es werden vom gleichen Weibchen einerseits kernhaltige, andererseits kernlose Fragmente nach monospermer Befruchtung mit Samen desselben Männchens, zu Larven aufgezogen.
2. Es wird durch einen experimentellen Eingriff die erste Teilung des Eies unterdrückt und dasselbe dadurch gezwungen, seine

Entwickelung mit der doppelten der normalen Chromatinmenge zu beginnen; als Vergleichsobjekt dienen die normalen Larven der gleichen Zucht.

3. Es wird von dem gleichen Weibchen ein Teil der Eier befruchtet und seiner normalen Entwickelung überlassen, ein anderer zu parthenogenetischer Entwickelung gebracht.
4. Eine vierte Möglichkeit ist in der unter dem Namen „partielle Befruchtung" beschriebenen Abnormität gegeben, bei der in einem monosperm befruchteten Ei der ganze Spermakern in die eine Blastomere übergeht, während der Eikern in typischer Weise auf beide Zellen verteilt ist. Hier stammt also die Hälfte der Larve von einer Blastomere mit normaler[1]), die andere von einer solchen mit der Hälfte der normalen Chromatinmenge ab.
5. Einen ähnlichen Effekt hat Doppelbefruchtung in denjenigen Fällen, wo der eine Spermakern mit dem Eikern verschmilzt, der andere selbständig bleibt und wo dann zwei voneinander unabhängige dizentrische Figuren entstehen. Teilt sich ein solches Ei simultan in vier Zellen, so enthalten zwei von ihnen doppelt so viel Chromatin als die beiden anderen.

Die abnorme Chromosomenzahl erhält sich in allen Körperzellen weiter; die einzelnen Chromosomen stellen nach jeder Teilung ihr typisches Volumen wieder her, und zwar ergab die Messung, daß die Chromosomenanzahl (C) der Kernoberfläche (O_K), nicht dem Kernvolumen (V_K) proportional ist.

$$C = k \,.\, O_K.$$

Die Größe der Larvenzellen war nun bei verschiedener Chromatinmenge nicht mehr eine konstante, sondern das Zellvolumen (V_Z) war der Chromosomenzahl direkt proportional:

$$C = k' \,.\, V_Z$$

---

[1]) Die Chromosomen des Spermakernes scheinen nämlich in diesem Falle nicht die Verdoppelung bei der ersten Furche mitzumachen, so daß sie auch nicht auf die doppelte Menge heranwachsen.

Mithin ist auch $k \cdot O_K = k' \cdot V_Z$, d. h. die Kernoberfläche dem Zellvolumen proportional und das Verhältnis von Kernoberfläche zu Zellvolumen ein konstantes

$$\frac{V_Z}{O_K} = \frac{k}{k'}.$$

Dieser Ausdruck gibt die zuerst von R. Hertwig als „Kernplasmarelation" bezeichnete Beziehung zwischen Kern- und Plasmamenge in exakterer Formulierung wieder.

Da bei Annahme von kugelförmiger Gestalt der Zelle wie des Zellkernes, muß die Oberfläche des Kernes O_K der Oberfläche der Zelle O_Z proportional sein, also

$$O_K = k'' \cdot O_Z.$$

Setzen wir also an Stelle von O_K den Wert $k'' \cdot O_Z$, so erhalten wir die Formel

$$\frac{V_Z}{k'' \cdot O_Z} = \frac{k}{k'}$$

oder

$$\frac{V_Z}{O_Z} = \frac{k \cdot k''}{k'},$$

wieder eine Konstante.

Es ergibt sich aus unserer früheren Betrachtung der Abhängigkeit des Verhältnisses von Kugelvolum und Oberfläche von der Größe des Radius, nämlich $\frac{V}{O} = \frac{r}{3}$, daß bei Zunahme des Zellhalbmessers der Ausdruck $\frac{V_Z}{O_Z}$ nicht konstant bleiben kann, mithin bei jeder Zunahme der Zelle auch die diesem Verhältnis proportionale „Kernplasmarelation" gestört werden muß. Wir haben hier aus dem räumlichen Verhalten der Zellen selbst die mathematischen Voraussetzungen für Störungen eines Verhältnisses bei Veränderung der Größe gegeben.

Ehe wir uns der in der Zeit stattfindenden Veränderung von Raumgrößen zuwenden, sei darauf hingewiesen, daß die abgeleiteten Verhältnisse Folgen unseres sogenannten ebenen Raumes sind.

Nur für diesen gilt das Gesetz, daß bei proportional-ähnlicher Vergrößerung das Volumen in der dritten, die Oberfläche aber bloß in der zweiten Potenz zunimmt, ebenso wie für die ebene Fläche die proportional-ähnliche, quadratische Vergrößerung bloß mit einer linearen Vergrößerung des Umfanges (U) verbunden ist; für den Kreis z. B. wäre

$$\begin{aligned} O &= r^2\pi, \\ U &= 2r\pi, \quad \text{mithin} \\ \frac{O}{U} &= \frac{r}{2} \end{aligned}$$

und mit zunehmendem Halbmesser verschöbe sich das Verhältnis zuungunsten von U.

Stellen wir uns jedoch eine stetig gekrümmte Fläche, z. B. von der Krümmung einer Kugeloberfläche vor, so ist es leicht einzusehen, daß dann keine solche Beziehung zu bestehen braucht. Zwar nimmt auch hier die Fläche im quadratischen, der Umfang im linearen Verhältnisse von r zu oder ab, aber das Verhältnis bleibt nicht durch $\frac{r}{2}$ ausgedrückt. Dehnt sich im Beispiel der Kugelschale die Fläche aus, so erreicht der Umfang einen Maximalwert bei Erreichung des Äquators ($2r\pi$), um dann bei weiterer Ausdehnung abzunehmen und bei Erreichung der Gesamtkugel = o zu werden. Übertragen wir aus der zweiten Dimension unsere Betrachtung wieder in die dritte, so müßten sich bei stetig gekrümmten Räumen (die freilich der vierten Dimension, so wie die gekrümmten Flächen der dritten angehören) die Volums- und Oberflächenverhältnisse ganz verschieden verhalten können und mithin auch die Kernplasmarelation und die übrigen mit diesem Verhältnisse zusammenhängenden biologischen Erscheinungen sich anders abspielen.

Wir können also die Beschaffenheit unseres Raumes für gewisse biologische Beziehungen verantwortlich machen.

III.

Zeit und Geschwindigkeit.

Während wir für die Abgrenzung eines kugelförmigen Tropfens keine weiteren formbildenden Kräfte in Anspruch zu nehmen brauchen, als die durch die Nichtmischbarkeit zweier Medien gegebenen, tritt an uns die Forderung nach besonderen Ursachen heran, sobald bei einem Gebilde nach verschiedenen Richtungen im Raume verschiedene Begrenzungswerte auftreten. Mag es sich hierbei um die Ausbreitung einer Bewegung, oder die Gestalt eines plastischen Körpers oder um wachstumsfähige Formen, wie bei Kristallen und Organismen handeln. Diese Ursachen können entweder in der bestimmt gerichteten Einwirkung äußerer Kräfte, oder in der besonderen inneren Beschaffenheit der die betreffende Form aufweisenden Körper gelegen sein. So wird z. B. die Einwirkung der Schwerkraft einen hängenden Tropfen etwas in der Richtung gegen den Erdmittelpunkt ausdehnen, die Adhäsion mit einer Unterlage einen aufsitzenden Tropfen stark abplatten; erstarrt der Tropfen in diesen Zwangslagen, so wird er die aufgezwungene Form auch nach Befreiung aus derselben beibehalten.

Solche äußere Ursachen lassen sich für die wachsenden Substanzen nicht annehmen.

Sowohl die Entwickelung bestimmter Kristallgestalt als auch die einer spezifischen Art von Lebewesen geschieht aus der, wenigstens der äußeren Begrenzung nach undifferenzierten Masse durch innere Vorgänge. Es stellt sich mit der Zeit eine verschiedene Begrenzung der Richtungen im Raume heraus.

Der Ausgangspunkt sei ein kugeliger Tropfen geringer Ausdehnung. Betrachten wir den wachsenden Körper einige Zeit, so kann auf einem Radius das Wachstum rascher vorgeschritten, auf einem anderen zurückgeblieben sein usf., auf welche Art eine spezifische Figur entsteht. Den von einem Punkte in der Zeiteinheit zurückgelegten Weg nennen wir dessen Geschwindigkeit (v). Wir erhalten dieselbe, indem wir den im beobachteten Zeitintervalle (t) gemessenen Weg (s) durch das Zeitintervall dividieren:

$$v = \frac{s}{t}.$$

Wir können diese Geschwindigkeitsformel, welche für die Bewegung der Körper, auch der Lebewesen, angewendet wird, auf die Wachstumsgeschwindigkeit übertragen, indem wir die Verschiebung der Begrenzung in einem Radius als einen von der Begrenzung zurückgelegten Weg betrachten.

Um eine Wachstumsgeschwindigkeit zu messen, verfahren wir demgemäß so, als ob wir eine Bewegungsgeschwindigkeit ermitteln wollten: wir subtrahieren die am Beginne der Beobachtungszeit ermittelte Länge (L) von der nach Ablauf der Beobachtungszeit (T) ermittelten (L'), und dividieren durch die Zeit:

$$v_\alpha = \frac{L' - L}{T}$$

Ist die Wachstumsgeschwindigkeit in verschiedenen Radien einer wachsenden Form eine verschiedene, so kann dieselbe in den einzelnen Radien mit der Zeit sich gleichbleiben. Ist dies der Fall, so bleibt die neue Form der alten ähnlich, proportional.

Wir werden ein solches Verhalten erwarten können, wo Wachstum ohne Differenzierung vorkommt: denn dann erfolgt bei gleichbleibenden äußeren Differenzierungen in gleichen Intervallen der gleiche Größenzuwachs.

Solche Verhältnisse finden sich z. B. bei Pflanzenwurzeln, wie Berechnungen nach Angaben von Sachs und Pfeffer zeigen:

	Zuwachs: (L' — L) L = 0 gerechnet.		T Stunden	(Tage)	v_α	
Sachs:	17,3	:	24	[1] =	0,72	0,7 ± 0,03
	32,0	:	48	[2] =	0,67	
	52,0	:	72	[3] =	0,72	
Pfeffer:	4,6	:	6	[½] =	0,77	0,8 ± 0,03
	20,0	:	24	[3] =	0,83	

Analoges fand ich bei Messungen an den Larven der Gottesanbeterinnen, welche keine vollkommene Metamorphose besitzen, deren Larvenstadien daher außer in der Größe und einigen untergeordneten Merkmalen relativ wenig von einander differieren.

Wurden auf der Ordinatenachse die Zeiten der Häutungen — es dienten zum Messen die abgeworfenen Häute — von links nach rechts aufgetragen und darüber die zugehörigen Maße der Länge des Thorax oder Femur oder der Tibia, so ergab sich eine gerade Linie, also die geforderte Proportionalität zwischen Zeit und Weg: $s = k \cdot t$, mithin $v_\alpha = \frac{k \cdot t}{t} = k$, d. h. die Wachstumsgeschwindigkeit blieb während der untersuchten Periode konstant.

Es mag hinzugefügt werden, daß der Wert für v_α bei verschiedenen Exemplaren derselben Art um das Doppelte schwanken konnte, aber stets die gleichförmige Geschwindigkeit innerhalb eines Exemplars gewahrt blieb. An dem allgemeinen Zutreffen der gleichf. Geschwindigkeit hindert auch nicht, daß die spinnenförmig langen Extremitäten der aus dem Ei geschlüpften Gottesanbeterinnen immer mehr im Verhältnis zur Körperlänge abnehmen: sie besitzen bloß von Anfang an eine entsprechend geringere, aber doch für sich konstante Wachstumsgeschwindigkeit. Ein Tier brauchte z. B. vom Tage des Ausschlüpfens bis zum Verwandlungstage 148 Tage und dessen Totallänge stieg von 7 auf 52 mm, also war die Wachstumsgeschwindigkeit der Totallänge $v_\alpha = \frac{52 - 7}{148} = 45 : 148 = 0{,}304$ mm pro Tag. In analoger Weise ergab sich für das Halsschild $v_\beta = 0{,}085$,

für den Schenkel (Femur) eines Fangbeines $v_\gamma = 0{,}074$, für die analogen Schienen (Tibien) bloß $v_\delta = 0{,}044$ mm pro Tag.

Bleiben die verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeiten einzelner Körperabschnitte im Verlaufe der Zeit konstant, so könnte noch bei verschiedenen Exemplaren das Verhältnis zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit zweier Körperteile ein und desselben Tieres schwanken, also z. B. $\frac{v_\beta}{v_\gamma}$ nicht konstant sein. In der Tat fand sich jedoch in unserem Spezialfalle dieses Verhältnis annähernd konstant und zwar

$$\frac{v_\beta}{v_\gamma} = 1{,}1 \text{ bis } 1{,}2 = k.$$

Es ist also die „Korrelation" der Wachstumsgeschwindigkeiten bei dieser Tierart eine große und die Variabilität in bezug auf die Größenverhältnisse zweier Organe, die geometrische Ähnlichkeit der Form eine geringe. Wir werden auf diese Beziehungen gelegentlich der Besprechung der Variabilität wieder zurückkommen.

Für den Menschen ist der Längenzuwachs vom 2.—17. Lebensjahre mit 4—6 cm pro Jahr zu veranschlagen. Später sinkt derselbe rapid. Wir können also im allgemeinen den Erfahrungssatz aufstellen, daß solche Organismen oder wachsende Formen, die unter gleichmäßigen inneren Bedingungen (ohne Veränderung der Differenzierung!) wachsen, bei gleichbleibenden äußeren Bedingungen in gleichen Zeitteilen den gleichen, absoluten Größenzuwachs erfahren. Da es sich beim Wachstum nicht um das Vorschieben eines Grenzpunktes, sondern um die Vergrößerung des Raumvolumens handelt, so interessiert uns vor allem die Summe (Σ) der Größenzuwachse in der Zeiteinheit. Diese wird analog dem Längenzuwachs aus der Division der Differenz aus neuem (V') und altem Volumen (V) dividiert durch Wachstumszeit gemessen:

$$\Sigma v_\alpha = \frac{V' - V}{T}.$$

Nur wenn das Wachstum in einer bestimmten Richtung (Länge) vorwiegend stattfindet, werden wir unter Vernachlässigung der anderen Dimensionen (Breite, Dicke) eine Proportionalität zwischen einer

Längenwachstumsgeschwindigkeit und der Summe aller Zuwachse in der Zeiteinheit, der Größenwachstumsgeschwindigkeit erhalten, denn nur dann wird $V' - V = k \,.\, (L' - L)$, da

$$V' = k \,.\, L' \text{ und}$$
$$V = k \,.\, L$$

sich darstellt; sohin aus

$$v_\alpha = \frac{L' - L}{T}$$

und

$$\Sigma v_\alpha = \frac{V' - V}{T} = \frac{k\,(L' - L)}{T} = k \,.\, v_\alpha \text{ folgt.}$$

Angenähert gilt daher für die langgestreckten Wurzeln, Heuschrecken oder Menschen die Längenwachstumsgeschwindigkeit = Größenwachstumsgeschwindigkeit.

Betrachten wir einen anderen Fall, z. B. einen proportional sich vergrößernden Würfel, so ist das Längenwachstum senkrecht auf eine Würfelfläche als $\frac{L' - L}{T}$ zu bezeichnen und das Größenwachstum $\frac{V' - V}{T} = \frac{L'^3 - L^3}{T}$.

Da die Differenz aus zwei beliebigen Zahlen der Differenz aus den dritten Potenzen derselben Zahlen nicht proportional ist, so kann in diesem Falle nicht dieselbe Regel für Längen- und Größenzuwachs bestehen. Es muß also zunächst empirisch ermittelt werden, welches Wachstum der Zeit proportional ist: das Längen- oder das Volumwachstum oder auch noch das Oberflächenwachstum $\left(\frac{O' - O}{T}\right)$.

Für Kristalle von Jodkalium fanden Archibald und Richard in gleichen Zeiten gleiche Volumzunahme.

Für Lebewesen scheinen merkwürdigerweise messende Versuche dieser Art nicht in genügender Menge vorzuliegen: hier wird sich ein weites Arbeitsgebiet der Anwendung von Mathematik erschließen.

Möglich wäre es, daß überhaupt nicht die Größe des Längenmaßes, sondern die Massen in Betracht kommen. Diese messen

wir durch das Gewicht; Einheit ist das Gewicht eines Kubikzentimeters Wasser (bei 4^0 C) = 1 g. Ist die Masse in einem Körper durchaus gleichförmig, wie meist bei Kristallen, so wird sie dem Volumen proportional sein und ein gleicher Volumzuwachs wird einem gleichen Massenzuwachs entsprechen.

Ist die Masse zwar nicht gleichförmig, aber doch der Größe im ganzen proportional, so werden für sie dieselben Beziehungen gelten wie für letztere, wir erhalten

$$v_\alpha = \frac{M' - M}{T} = k \cdot \frac{(V' - V)}{T} = x \cdot \frac{(L' - L)}{T}.$$

Beim Menschen ist die Gewichtszunahme vom 1.—20. Jahr der Zeit proportional. Wir haben bisher den Größenzuwachs ohne Rücksicht auf die Anfangsgröße der in Betracht kommenden Masse untersucht, also die absolute Wachstumsgeschwindigkeit ermittelt. Wollen wir feststellen, in welchem Verhältnis sich die Masse vergrößert hat, so müssen wir die absolute Wachstumsgeschwindigkeit jeweils durch die Anfangsgröße dividieren und erhalten die relative Wachstumsgeschwindigkeit $v_\varrho = \frac{v_\alpha}{M}$.

Falls die absolute Wachstumsgeschwindigkeit eine konstante ist ($v_\alpha = k$), so muß bei der Zunahme der Masse M um k in jeder Zeiteinheit, die relative Wachstumsgeschwindigkeit $v_\varrho = \frac{v_\alpha}{M + k'T}$ mit zunehmender Zeit stets abnehmen und zwar, wenn wir von einer verschwindend kleinen Anfangsmasse $M \doteq 0$ ausgehen, der Zeit verkehrt proportional sein:

$$v_\varrho = \frac{v_\alpha}{k' \cdot T} = \frac{k}{k'} \cdot \frac{1}{T}.$$

Aus der Gleichung $v_\varrho = \frac{k}{M}$ und $M = k' \cdot V$ geht ohne weiteres die verkehrte Proportionalität zwischen relativer Wachstumsgeschwindigkeit und Größe hervor:

$$v_\varrho = \frac{k}{k'} \cdot \frac{1}{V}.$$

In diesen beiden Sätzen spricht sich die Erscheinung aus, daß uns bei sonst gleichförmigem Wachstum doch größere und ältere Tiere weniger zuzunehmen scheinen als kleinere und jüngere, da unsere Sinnesorgane relative Größen besser unterscheiden. Hierzu kommen nun freilich die mit periodischen Differenzierungen verbundenen Wachstumsverschiedenheiten, welche bedeutende Korrekturen der Wachstumssätze bedingen.

Ebenso wie mit jeder Differenzierung die Größenverhältnisse der Zellen wechseln, wechseln mit den Differenzierungen die Wachstumsgeschwindigkeiten. Es kann im Ei überhaupt unter Umständen gar kein Wachstum (Substanzzunahme) stattfinden. Es können ferner durch Häutungen, d. i. der periodische Abwurf der beengenden Haut, treppenförmige Kurven für die Wachstumsgeschwindigkeit zustande kommen, die freilich auf den Gesamtverlauf der Kurve nicht von Einfluß zu sein brauchen (Gottesanbeterinnen). Vor allem ist aber die Wachstumsperiode bei vielen Organismen überhaupt eine beschränkte.

Während die meisten niederen Tiere zeitlebens fortzuwachsen scheinen, ist bei den höchsten Gruppen der Arthropoden und Vertebraten eine bestimmte Grenze für das Wachstum gesetzt. Im Gegensatze zu den fortwachsenden Krebsen beenden die echten Insekten ihr Wachstum mit der Metamorphose, so daß die ansteigende Kurve in eine gleichbleibende Horizontale übergeht.

Bei den Wirbeltieren schließen die Vögel und Säugetiere ihr Wachstum ungefähr mit der vollen Entfaltung der Geschlechtsreife ab und schon vorher nimmt die absolute Wachstumsgeschwindigkeit bedeutend ab: so sinkt sie nach Daffner von 4,2 cm pro Jahr bei 16—17jährigen Männern, auf 2,7 bei 17—18jährigen, 1,7 bei 18—19jährigen und 0,8 bei 19—20jährigen, später meist rasch auf 0 (freilich scheint es sich bloß um die Längen-, nicht Massenwachstumsgeschwindigkeit zu handeln!).

Während in vielen Fällen der Eintritt eines verschiedenen Differenzierungszustandes des Imaginalstadiums oder der Geschlechtsreife, auch der „großen Periode“ bei den Pflanzen, an dem Erlöschen

des Wachstums schuld zu sein scheint, reicht in anderen Fällen vielleicht zur Erklärung des Erlöschens das vorhin erläuterte Verhältnis von Oberflächen und Volumen aus, welches sich mit zunehmender Größe immer ungünstiger gestalten muß.

Es tritt nun, nachdem der Verlauf des Wachstums einer mathematischen Betrachtung unterzogen worden ist, die Frage wieder an uns an: welche Ursache überhaupt für die Zunahme von Masse in bestimmten Richtungs- und Geschwindigkeitsverhältnissen maßgebend sei?

Hierüber können wir zurzeit nur soviel sagen, daß verschiedene chemische Stoffe verschiedene Wachstumsrichtungen und Geschwindigkeiten bei der Kristallisation entfalten und andererseits, daß die Organismen verschiedener Art aus verschiedenem Plasma entstehen, Plasmaarten, die graduell nach der Verwandtschaft der Organismen sich abstufen, deren größerer und geringerer Verwandtschaftsgrad z. B. durch die sogenannten Präzipitinreaktionen im Reagenzglase quantitativer Untersuchung zugänglich sind. Vielleicht werden wir mit der Zeit, wie z. B. für die Kristalle ein Zusammenhang zwischen Molekülanordnung und Kristallgestalt bei den rechts- und linksdrehenden Substanzen erkannt werden konnte, auch bei den Lebewesen noch tiefer in diese Beziehungen zwischen Wachstumsrichtungen und Stoffkonstitution einzudringen vermögen. Wahrscheinlich handelt es sich um das verschiedene Wachstum der verschiedenen Stoffe, welche schon in ein und demselben Ei vorhanden sind, sowie der durch ihre Wechselwirkung entstehenden neuen wachstumsfähigen Substanzen. Die Wachstumsfähigkeit müssen wir nun aber wie bei den anorganischen kristallisierenden Substanzen, auch bei den organischen Formen als eine Qualität der Stoffe betrachten, ebenso wie es ihre Farbe, ihre Elastizität, ihre Härte usf. sind; freilich ist die Hoffnung nicht ausgeschlossen, viele dieser Qualitäten schließlich aus der Kombination von Quantitäten einer geringen Anzahl von Qualitäten ableiten zu können.

Es frägt sich, welche Art von Kraft wir für die vorliegenden Wachstumssätze verantwortlich machen können?

Für die Formel $v_a = k$ würde die einmalige Stoßkraft oder der Impuls ausreichen, allerdings nur unter der Voraussetzung, daß keine Widerstände der Kraft entgegenarbeiten. Da wir dies nicht annehmen können, weil der Raumvergrößerung viele solche entgegenstehen, wie Oberflächenspannung, Schwerkraft, Luftdruck u. a. m., so kommt eher eine konstant wirkende Kraft in Betracht, und die tatsächlich erreichte Geschwindigkeit stellt bloß ein zwischen Kraft und Widerstand in jeder Zeiteinheit erreichtes Gleichgewicht dar.

IV.

Energie.

Wenn ein Körper eine Arbeit leisten soll, so kann dies entweder durch die Einwirkung äußerer Kräfte geschehen, wie beim Abschleudern eines Steines aus einer Schleuder, oder die Arbeit wird aus einem im Körper angesammelten Arbeitsvorrat bestritten, wie bei der Explosion eines Pulverfasses.

Wir nennen bekanntlich die Fähigkeit zur Arbeitsleistung Energie. Dieselbe ist aktuell, wenn sie in Arbeitsleistung tatsächlich begriffen, potentiell, wenn sie vorhanden ist, ohne noch Arbeit zu leisten. Ebensowenig wie irgendwo Masse neu entsteht, ohne von anderem Orte hinzugelangen, entsteht Energie, ohne von einer anderen Quelle bezogen worden zu sein. Da wir die Organismen Arbeit verschiedenster Art, wie Bewegungen, Formvergrößerungen und so fort ausführen sehen, so müssen wir nach ihren Energiequellen forschen.

Betrachten wir einen wachsenden Körper, etwa eine im Dunkeln keimende Bohne oder ein in reinem Seewasser sich entwickelndes Seeigelei, so steht denselben eine äußere Energiequelle nicht zur Verfügung, solange die Temperatur konstant gehalten wird.

Es muß also potentielle Energie im wachsenden Körper selbst vorhanden sein; dieselbe stammt aus den chemischen Verbindungen, die unter Energieverbrauch (sei es Sonnenstrahlung bei grünen Pflanzen, sei es Aufnahme energiehaltiger Nahrung bei den Tieren) im Körper der Lebewesen aufgebaut worden sind.

Es sind dieselben Energiequellen, welche die Bewegungen und das Wachstum speisen. Während für die Größenwerte der Energien, die zu Bewegungen oder zu bestimmten Stoffwechselleistungen verbraucht werden, in der Physiologie zahlreiche Werte vorliegen, ist die „Entwickelungsarbeit" von Tangl (und Farkas) durch Bestimmung des Verlustes an chemischer Energie von Vogel-, Fisch-, Insekteneiern und Pflanzenkeimen nach der Entwickelung bloß indirekt ermittelt worden. Dennoch wäre die Anwendung einer direkten Maßmethode dankbar, und ich hoffe mich demnächst im Vereine mit Prof. Durig an diese Aufgabe zu machen.

Wie wird eine solche Energiemessung vorgenommen? Da wir verschiedene Energiequalitäten, wie mechanische Energie, Wärme, strahlende Energie usf. kennen, welche ineinander sich umwandeln können, aber kein Zuwachs von Energie aus dem Nichts entstehen, also die Summe aller Energien eine konstante sein soll:

$$\Sigma E = k,$$

so muß beim Übergang einer Energie in die andere ein bestimmtes zahlenmäßiges Äquivalent angegeben werden können, welche das Verhältnis derselben Energiemenge in Einheiten der beiden Qualitätsmaßsysteme ausdrückt: $\frac{1\,E_1}{1\,E_2} = k_{\ddot{A}}$. Am bequemsten zur Messung ist das älteste berechnete Äquivalent, nämlich das der Umwandlung mechanischer Energie in Wärme. Die mechanische Energie, welche 1 Kilogramm um einen Meter hebt, genügt bloß zur Erwärmung eines Kilogramm Wassers um $^1/_{428}{}^0$ oder umgekehrt eine Wärmemenge von einer Kilogrammkalorie, d. i. die zur Erwärmung 1 kg Wassers um 1 Grad notwendige Menge vermag 1 Kilogramm um 428 Meter zu heben oder 428 Kilogramm um 1 Meter. Wird nun ein Prozeß unter sorgfältiger Gleichhaltung der äußeren Temperatur in einem durch schlechten Wärmeleiter isolierten Schranke ohne weitere Energiezufuhr von außen beobachtet, so wird bei der Arbeitsleistung, sei es nun Bewegung oder Stoffwechsel oder Wachstum, eine Temperatursteigerung konstatierbar sein, da jede Energie bei Arbeitsleistung in Wärme mindestens zu einem gewissen Teile überzugehen strebt. Kennt man die Wärmemenge, die erforderlich ist, um denselben Apparat ohne

Vorsichgehen der genannten Prozesse um einen bestimmten Temperaturgrad zu erhöhen, so kann nun das Wärmeäquivalent der bei dem Prozesse geleisteten Arbeit gefunden werden.

Wir müssen unbedingt für die Aufstellung einer Energieart verlangen, daß sie nach einem bestimmbaren Äquivalent in andere uns bekannte Energien sich überführen lasse. Von einer „Lebensenergie" oder „Seelenenergie" zu sprechen, ehe diese Forderung für „Leben" oder „Seele" erfüllt ist, führt zu einer völligen Inhaltslosigkeit des Energiebegriffes.

Soweit bisher bekannt, findet sich auch nirgends in den quantitativen Umsetzungen des Tierkörpers eine Lücke, wo eine solche andere Energie hinzuaddiert oder subtrahiert werden müsste, um das Gesetz von der Erhaltung der Energie zu Rechte bestehen zu lassen.

Darüber, wann die Umwandlung einer Energie in die andere übergeht, ist andererseits in der anorganischen Welt ebensowenig etwas durch das genannte Gesetz angesagt, wie in der organischen.

Die anscheinende Unabhängigkeit vieler Äußerungen der Lebewesen von den uns bekannten Energien liegt in ihrer Verwendung von potentieller Energie, die oft sehr plötzlich in aktuelle Energie übergeht.

Wir können bei Arbeitsprozessen von einer Transformation der Energie, d. i. Übergang von einer Energiequalität in die andere oder von einer Auslösung der Energie sprechen, d. i. Vermittelung des Überganges potentieller Energie in aktuelle durch eine Kraft, die an dem Körper selbst keine Arbeit verrichtet: z. B. die eine Unterlage eines Steines wegziehende Muskelkraft.

Bei der reinen Transformation muß, wenn eine aktuelle Energie in eine andere übergeht, das quantitative Verhältnis gewahrt sein: $E_{A_1} = k \cdot E_{A_2}$, wobei k das Äquivalent der beiden Energien darstellt: $k = \frac{E_1}{E_2}$; bei der reinen Auslösung besteht zwischen der energieauslösenden Kraft E_{A_1} und der ausgelösten aktuellen Energie E_{A_2} überhaupt keine feste Beziehung, sondern dem Energieerhaltungsgesetz wird durch den Übergang einer entsprechenden Menge auf-

gestapelter „latenter" oder „potentieller" Energie der Qualität E_2 genügt, so daß der Arbeitsprozeß sich durch die Gleichung $E_{P_2} + E_{A_2} = k_E$ (gesamte Energiemenge des Systems) ansdrücken läßt: vermindert sich die potentielle Energie um x, so muß sich die aktuelle um dieselbe Ziffer erhöhen:

$$E_{P_2} - x + E_{A_2} + x = k_E.$$

Außer durch Transformation und Auslösung kann ein Körper auch aktuelle Energie durch einfache Übertragung seitens eines andern Körpers erhalten; Beispiel: Stoß einer Billardkugel an eine andere, hier liegt der einfachste Fall vor:

$$E_{A_1} = E_{A_1}.$$

Bei den Lebewesen kommt dieser Fall außer bei rein passiven Bewegungen, Mitgetragenwerden von Luftströmungen bei „fliegenden" Krustazeen und Spinnen auf Netzen, von Wasserströmungen bei Kugelfischen wenig in Betracht.

In den meisten Fällen findet eine Transformation von Energie statt, indem zunächst unter Benutzung äußerer Energiequellen (Wärme, Licht, Nahrung mit geringerer chemischer Spannkraft) latente chemische Energie gesammelt wird, die bei den definitiven Lebensprozessen, Wachstum und Bewegung in aktuelle kinetische Energie und Wärme wiederverwandelt wird.

Da die Wärmeaufnahme eines und desselben Körpers von der Temperatur der Umgebung abhängt und im allgemeinen mit ihrer Temperaturzunahme steigt, so wird in der gleichen Zeit eine größere Wärmemenge zur Umwandlung in andere Energien zur Verfügung stehen, je höher die Temperatur der Umgebung ist.

Es hatte sich nach den Untersuchungen van't Hoffs über die Reaktionsgeschwindigkeit chemischer Stoffe bei verschiedenen Temperaturen herausgestellt, daß einer Temperaturzunahme um 10° C eine doppelte bis dreifache Geschwindigkeit entsprach ($Q_{10} = 2$ bis 3)[1].

---

[1]) Nach Nernst und Brunner kann dieses Gesetz auf heterogene Systeme nicht angewendet werden, da für diese namentlich die gegenseitige Diffusion der verschiedenen Stoffe in Betracht kommt; Q_{10} stellte sich für einige Fälle als 1,5 heraus

Dasselbe Gesetz fand seine Bestätigung für biologische Prozesse der verschiedensten Art und zwar nicht nur durch neue quantitative Versuche, sondern auch bei Nachprüfung älterer Zahlenangaben auf diese Regelmäßigkeit hin.

So folgt diesem Gesetze die Atmung der Gewächse (Clausen), namentlich die Kohlendioxydassimilation (Kanitz), die Kohlensäureproduktion (Abegg) nach Versuchen am Regenwurm (Konopacki), Frosch (Schulz) und Kaninchen (Pflüger), was die bei höheren Wärmegraden rasch eintretenden Krämpfe bewirkt (Winterstein, Bethe), dann die Erhöhung der Giftigkeit (Führer), womit die Immunität winterschlafender Tiere (Hausmann) zusammenhängen dürfte, die enzymatische Zersetzung bei Emulsin (Tamann); die Minimalzeit, welche für die Wirkung hypertonischer Lösungen zur Erzielung künstlicher Parthenogenese notwendig ist (Loeb); ferner die Askosporenbildung der Hefe und die normale Vermehrungsweise der Sprosse (Herzog), die Embryonalentwickelung von zwei Froscharten (Hertwig), Seeigeln (Peter) und der Gottesanbeterinnen (Przibram), das Wachstum der letzteren bis zur Verwandlung (Przibram), die Verkürzung der Puppenruhe (Merrifield, nach meiner Berechnung) verschiedener Schmetterlinge; die Herzschläge der Schildkröte (Snyder), der Rhythmus der pulsierenden Vakuole verschiedener Infusorien (Kanitz), endlich die Laufgeschwindigkeit der Gottesanbeterinnen vor Nahrungsaufnahme (Przibram). Der Schluß Loebs, daß die Übereinstimmung des Temperaturquotienten bei chemischen und biologischen Prozessen letztere durchaus als chemische erscheinen lasse, scheint mir jedoch insoferne nicht zwingend, als auch eine Reihe physikalischer Prozesse derselben Regel folgen.

Es sind dies die Ausflußgeschwindigkeit von Metallen (Tamann und Werigin) und die elastischen Nachwirkungen (Wiechert).

Für eine Reihe anderer Prozesse ist die quantitative Übereinstimmung noch nicht nachgewiesen, die Geschwindigkeitszunahme mit der Temperatur aber auffallend: so bei der Bewegung der sogenannten Myelinformen weicher Kristalle (Krafft), der Kristallisationsgeschwindigkeit (Tamann) und zwar auch dort, wo keine Verdunstungszunahme eintreten kann, wie beim plastischen Schwefel

(Kastle und Kelley) oder bei teilweiser Temperatursenkung innerhalb verschiedener Temperaturintervalle (Rauber). Die Verdunstung von Wasserdampf selbst scheint nach freilich spärlichen Versuchen (Pallich) je nach der Weite des Gefäßes 51 bis 64 mm $Q_{10} = 1{,}77$ bis $2{,}57$ zu besitzen und hier müßte sich der direkte Zusammenhang zwischen der Größe der Wärmeschwingung kleinster Teile und der aktuellen Beweglichkeit großer bei eingehender Untersuchung in Übereinstimmung mit der kinetischen Wärmetheorie ergeben.

Lohnend wäre eine vergleichende quantitative Untersuchung der Regenerationsgeschwindigkeit bei Tieren, die ja sicher mit der Temperatur unbeschadet unnatürlicher Lebenslage (Kammerers Versuche am Grottenolm) zunimmt und bei vor der Verdunstung geschützten Kristallen, deren Regenerationsgeschwindigkeit unbeeinflußt von der gleichzeitigen Erhöhung der Verdunstungs- und eventuell einer gleichen, aber entgegengesetzten der Löslichkeitsgeschwindigkeit erhalten werden könnte. (Die Löslichkeitsgeschwindigkeit geht nach Le Blancs Untersuchungen der Kristallisationsgeschwindigkeit bei gleicher Temperatur parallel.)[1])

Für die Auffassung des biologischen Temperaturquotienten dürften die Untersuchungen van Rysselberghes über die zunehmende Permeabilität des lebenden Protoplasmas für Wasser und gelöste Stoffe bei höherer Temperatur von Wichtigkeit werden. Zwischen 0—20^0 folgt dieselbe annähernd van't Hoffs Gesetz; rechnet man die Durchdringungsgeschwindigkeit bei 0^0 als 1, so ist sie bei 6^0 2, bei 16^0 6, also $Q_{10} = 3$.

Der Temperaturquotient kann natürlich nur solange gelten, als die ganze zugeführte Wärme wieder in andere Energie gleicher Art umgesetzt wird. Findet bei Erreichung irgend einer Temperatur eine Auslösung eines anderen Energie-Umsatzes statt, so wird ein anderer Wert sich ergeben müssen. Es wird dies überall dort sein, wo Zustandsänderungen im Innern des Körpers auftreten, z. B. Ge-

[1]) Marc (Zeitschr. f. physik. Chemie, LXI, 385, 1908) findet nach einer andern Methode zur Messung der Wachstumsgeschwindigkeit allein für Kaliumsulfat $Q_{10} \doteq 1{,}6$.

rinnung bei einer bestimmten, der sog. „Koagulationstemperatur". Diesen Punkt erreicht jedes Plasma und daher auch alle Organismen zwischen 35 und 70° (mit Ausnahme ganz getrockneter Samen und Sporen), so daß bei Annäherung an denselben ein Optimum überschritten wird, die Geschwindigkeit biologischer Prozesse sinkt und bei Erreichung desselben (der Maximaltemperatur für die Lebensfähigkeit) = 0 wird.

Um uns diese Verhältnisse zu verdeutlichen, können wir entweder die Gleichung für die Beschleunigung einer bei der Temperatur t konstanten Geschwindigkeit (k) bei Temperaturerhöhung um 10° (k_{t+10}) berücksichtigen oder uns die Kurve entwerfen.

Die Beschleunigung ist gegeben durch das Verhältnis der Geschwindigkeit bei höheren zu der bei 10° niedrigerer Temperatur,

$$Q_{10} = \frac{k_{t+10}}{k_t}.$$

Dieses Verhältnis ist für gleiche Werte von t ein konstantes für die verschiedenen Prozesse, jedoch mit wachsendem t sinkt der Wert von Q bei allen bisher daraufhin untersuchten Prozessen, so daß er schon bei der Optimaltemperatur geringer ist als vorher, den Wert 1 passiert und dann rasch zum echten Bruch abfällt, um bei der Maximaltemperatur = 0 zu werden.

Veranschaulichen wir uns die Verhältnisse durch eine Kurve (Fig. 2), indem wir auf der Abszissenachse die Zeiten t, $t + 10$, $t + 2 \times 10$, $t + 3 \times 10$ usf. auftragen und auf den Ordinaten die Geschwindigkeiten, jene über t als 1 angenommen, so erhalten wir eine immer steiler ansteigende Kurve, solange wir Q als konstant, beispielsweise = 3 annehmen können. Da in Wirklichkeit Q mit zunehmendem t fällt, so wird die Steilheit immer mehr gemildert, bis sie nach dem Optimum in eine Horizontale übergeht und dann rasch gegen das Maximum abfällt.

Die strenge quantitative Abhängigkeit der Geschwindigkeitsbeschleunigung von der Temperatur spricht für eine reine Transformation, nicht für eine Wirkung der Wärme als „auslösenden Reiz"; dagegen stellt sich die Abnahme nach Erreichung des Maximums als Auslösungserscheinung dar.

Deutlich wird der Unterschied zwischen einem auslösenden Reize und einer Transformation bei dem Beispiele laufender Gottesanbeterinnen. Diese Insekten haben die Eigenschaft, dem Lichte

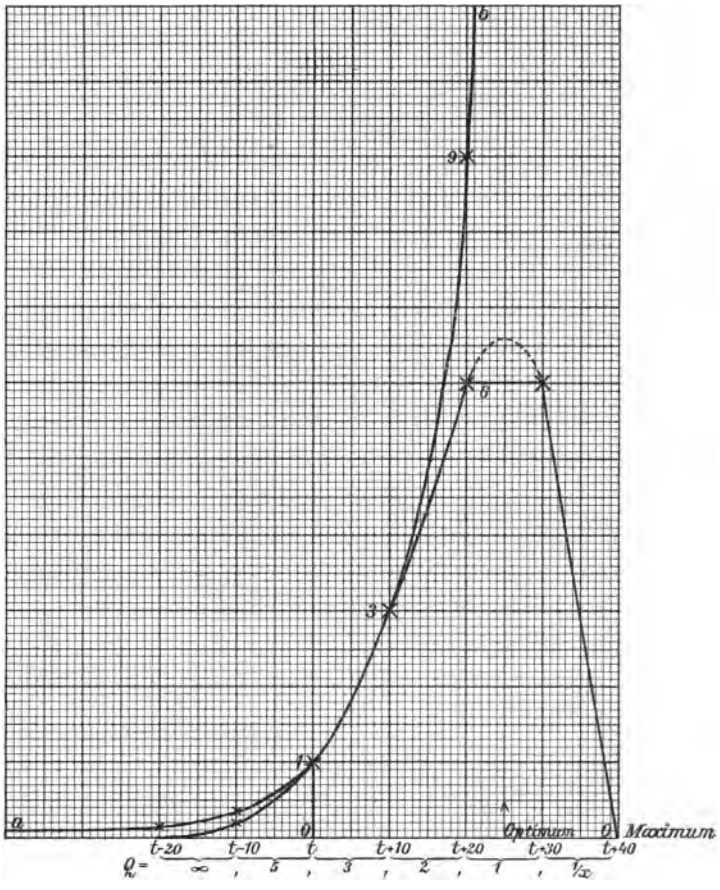


Fig. 2.

Kurve der Temperaturabhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeiten.

zu- und von der Erde emporzulaufen. Stellt man einen „Laufkasten" schräg aufwärts gegen das Fenster gerichtet und gibt in den unteren Rand desselben eine Gottesanbeterin, so werden die

durch das Auge des Tieres einfallenden Strahlen und die Wirkung der Schwerkraft eine Laufbewegung nach aufwärts auslösen. Die Geschwindigkeit derselben wird jedoch innerhalb weiter Grenzen nicht durch Lichtstärke (und Größe der Schwerkraft?), sondern durch die Temperatur bestimmt. Zerstört man den Auslösungsmechanismus durch Zerstören der optischen Ganglien (Enthauptung), so wird die Umsetzung der Wärme in entsprechende chemische Spannkraft noch vor sich gehen, aber deren Umsatz in die aktuelle Energie der Bewegung unterbleibt.

V.

Gleichgewicht.

Ein Körper, der keine besonderen Einrichtungen zur Aufrechterhaltung einer Eigentemperatur besitzt, nimmt allmählich die Temperatur der Umgebung an. Ist er kälter als diese, so bezieht er Energie, ist er wärmer, so gibt er Energie ab und zwar solange, bis er mit seiner Umgebung die gleiche Temperatur besitzt oder was dasselbe ist, bis jede Masseneinheit des Körpers wie der Umgebung durch jede weitere Verschiebung eine noch größere Ungleichheit aufweisen würde. Ist dieser Zustand erreicht, so befindet sich der Körper im thermischen Gleichgewichte mit der Umgebung. Ist ein Körper von der Umgebung thermisch isoliert und ein Teil des Körpers kälter, der andere wärmer, so wird vom wärmeren Körperteile solange Energie zum kälteren überströmen, bis nunmehr die Temperatur im ganzen Körper gleich ist, er also selbst ein Temperaturgleichgewicht aufweist. Dasselbe automatische Gleichgewichtsspiel wiederholt sich bei anderen Energien, z. B. beim elektrischen Potential auf Leitern, beim hydrostatischen Drucke in U-Röhren, bei der Oberflächenspannung an flüssigen und halbflüssigen oder von einer Membran umgebenen Tropfen. Es ist dies die Ursache für die Annahme der Kugelgestalt, bei einem freischwebenden, mit der Umgebung nicht mischbaren Tropfen, da solange Verschiebungen der Oberflächenspannungsdrucke stattfinden müssen, bis alle Teilchen diese in gleicher Größe aufweisen, was erst bei gleichförmiger Krümmung (Kugel) eintreten wird.

Allein ebenso wie es Eigenwärme, z. B. bei den warmblütigen Tieren gibt, welche die inneren Körperteile fortwährend mit Wärme versorgt, also eine künstliche „Wärmespannung" gegenüber der Oberfläche oder Außenwelt aufrecht erhält, wie eine Elektrizitätsquelle elektrische Spannungen erzeugt, so gibt es auch bei der Formgestaltung Kräfte, die fortwährend Energiespannungen erzeugen und daher der ausgleichenden Wirkung des Oberflächenspannungsdruckes entgegenwirken. Es sind solche z. B. die Kristallisationskräfte und die formativen Differenzierungskräfte bei Organismen.

Es stellt sich danach die Form als die Resultierende aus dem die Abrundung anstrebenden Oberflächenspannungsdruckes und den spezifischen „Wachstums"-Kräften dar. Da die spezifischen Wachstumskräfte nach verschiedenen Richtungen verschiedene Größenwerte besitzen, so erzeugen dieselben mit dem widerstrebenden Oberflächenspannungsdruck verschiedene Formen. In einer bestimmten Form werden alle Richtungen mit den Oberflächenspannungsdrucken sich gerade aufheben und daher eine scheinbare Ruhe eintreten.

Wenn eine Form durch die nach drei bevorzugten Richtungen verschiedene Wachstumskräfte $a > b > c$ in einer Zeiteinheit die Strecken $v_a > v_b > v_c$ nach diesen drei verschiedenen Richtungen erreicht hat, so sind diese Wachstumsgeschwindigkeiten als die Resultierende aus den Kräften a, b und c und den entgegenwirkenden Oberflächenspannungsdrucken α, β und γ anzusehen. Der Oberflächenspannungsdruck wächst mit der Zunahme der Krümmung der Oberfläche, weil gewissermaßen die „Dichte" der Druckpunkte zunimmt; er ist also bei kleinen Tropfen größer als bei großen und bei den stärker gekrümmten Ecken größer als bei den zwischenliegenden Flächen. Bei den Formen rufen daher die bevorzugteren Wachstumsrichtungen auch die größeren Oberflächenspannungsdrucke hervor, so daß entsprechend $a > b > c$ auch $\alpha > \beta > \gamma$ wird, was das konstante Formgleichgewicht für alle Richtungen der Form ermöglicht:

$$a - \alpha = 0$$
$$b - \beta = 0$$
$$c - \gamma = 0.$$

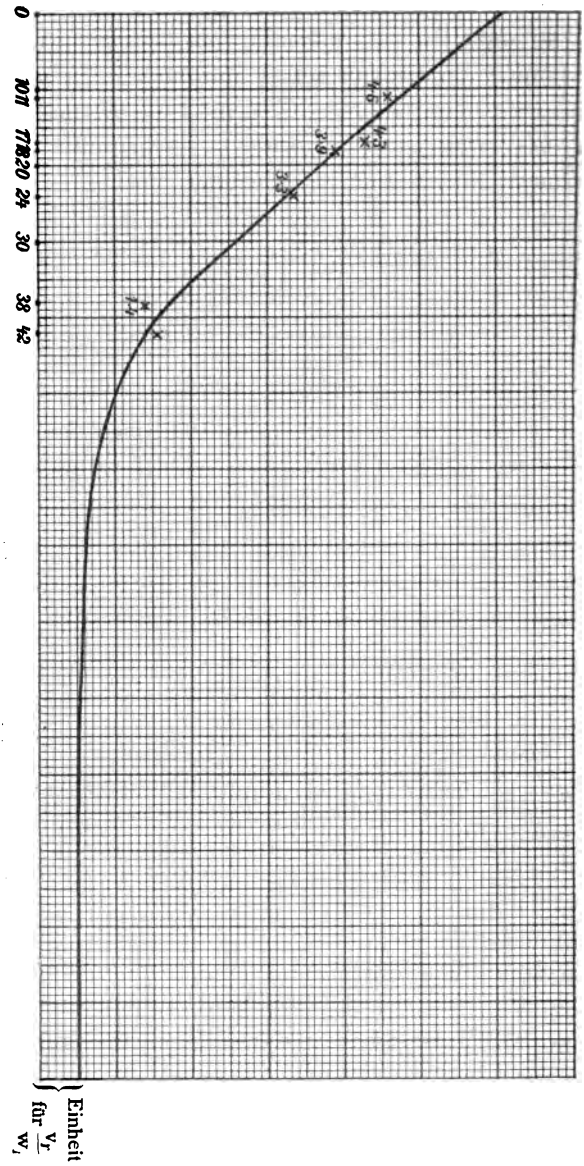
Nehmen wir jedoch an diesem dynamischen Gleichgewichte eine Störung vor, indem wir z. B. durch Abschnitt eines Stückes der gebildeten Wachstumsstrecke $v_a \cdot t$ dieselbe auf $l < v_a \cdot t$ verkleinern, so muß der neue Oberflächenspannungsdruck entsprechend der Entfernung der Stellen seiner stärksten Entfaltung sinken, also $\alpha_1 < \alpha$, somit $a - \alpha_1 > a - \alpha$, d. h. die neue Wachstumsgeschwindigkeit des wiederwachsenden Teiles v_r muß größer sein als die alte Wachstumsgeschwindigkeit v_a desselben Teiles.

Tatsächlich läßt sich die Regeneration überall als eine Beschleunigung des normalen Wachstums nachweisen und diese Beschleunigung kann durch das Verhältnis von Regenerations- (v_r) zu normaler Wachstumsgeschwindigkeit (v_w) ausgedrückt werden. Dieser Quotient $\frac{v_r}{v_w}$ wird bei zunehmender Größe des Regenerates abnehmen müssen und $\frac{v_r}{v_w} = 1$ werden, wenn das normale Verhältnis der Formbildungskräfte zum Oberflächenspannungsdruck $a - \alpha = v_a$ wieder erreicht ist.

Als Beispiel möge der Verlauf der Regenerationskurve bei der Schere einer Krabbe dienen (Fig. 3). Abszisse: Zeit, Ordinaten: Beschleunigung $\frac{v_r}{v_w}$. Die Kurve sinkt immer langsamer, um bei Erreichung des Wertes 1 horizontal zu verlaufen. Wir haben bisher bloß den einen wachsenden Teil in Betracht gezogen. Da derselbe mit anderen in Verbindung steht und nur eine begrenzte Stoff- und Energiemenge innerhalb des Systemes vorhanden sein wird, wenn nicht bedeutende Zufuhr von außen stattfindet, so kann die Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit eines Teiles z. B. bei hungernden Tieren bloß auf Kosten einer Verkürzung des Wachstums anderer Teile stattfinden, es wird also der regenerativen Beschleunigung eine korrelative Verzögerung des Wachstums entsprechen, welche die Wachstumsgeschwindigkeit in der Richtung k etwa auf $v_{b'} < v_b$, $v_{c'} < v_c$ herabsetzt. Hiebei braucht die Gleichung

$$b - \beta = 0$$
$$c - \gamma = 0$$

nicht gestört zu werden, da ja b und β um dieselbe Zahl (n) **abnehmen** können und $(b - n) - (\beta - n) = b - n - \beta + n = o$ bleiben würde.



Tage (1 mm = 1 Tag).

Fig. 3.

Kurve der Geschwindigkeitsabnahme fortschreitender Regeneration.

Bei hungernden Tieren sehen wir die Regeneration mit einer Wachstumsabnahme anderer Teile einhergehen, bei kleinen Stücken namentlich werden nicht von der Operation betroffene Teile nicht nur nicht größer, sondern die Wachstumsgeschwindigkeit wird negativ, indem die b- und c-Achse eine Verkürzung erfahren, gewissermaßen Stoff- und Energieströme der a-Achse zufließen. Häufig ist die Umformung kleiner Stücke zuvorderst mit einer Einschmelzung des ganzen verbunden, was auf Grund der Störung des Verhältnisses von $b - \beta$ und $c - \gamma$ plausibel wird. Die Formbildungsvorgänge des lebenden Körpers komplizieren sich durch den fortwährenden Ersatz (physiologische Regeneration) abgenützter Teile, wodurch die Wachstumsgeschwindigkeit herabgesetzt wird.

Das Verhältnis zwischen Wachstum, physiologischer und akzidenteller Regeneration tritt am deutlichsten bei den Tieren mit Häutung zutage:

Nehmen wir an, daß eine gegebene Masse M aus dem Reservematerial m zu ergänzen ist, so wird eine Häutung stattfinden, wenn auf jedes zu M gehörige Teilchen eine bestimmte „Ersatzmasse" entfallen ist, also $\frac{m}{M}$ einen gewissen Wert (eine Konstante k) erreicht hat. Hiezu wird eine gewisse Zeit T benötigt, bis $\frac{m}{M} T = k$ wird und für die Zeiteinheit ist dies Ersatzgeschwindigkeit $\frac{m T}{M . T} = \frac{k}{T} = v_\varepsilon$. Wird die Masse M durch Amputation auf $\mu < M$ verkleinert, wobei die Amputation die ersatzliefernden Reservemassen: Fettkörper, Verdauungsorgane usf. nicht tangieren soll, so daß die Ersatzmasse m fast gleich bleibt, so wird nunmehr $\frac{m T}{\mu} > k$ sein, mithin $\frac{m T}{\mu . T} > v_\varepsilon$, d. h, die neue Ersatzgeschwindigkeit wird erhöht sein und die Konstante k früher erreicht sein (in $\tau <$ T-Zeit), also auch die Häutung früher eintreten: $\frac{m \tau}{\mu . \tau} = \frac{k}{\tau} = v'_\varepsilon > v_\varepsilon$. Es steht

dies in Übereinstimmung mit den merkwürdigen Befunden von Zeleny, daß die Häutungsgeschwindigkeit bei Krustazeen mit zunehmender Verletzungsgröße, Amputation einer oder zwei Scheren und noch zwei Beinpaaren, zunimmt, was ich nach eigenen Versuchen bestätigen kann.

Während der Wachstumsperiode der Organismen ist die Ersatzgeschwindigkeit in der Norm größer, als die Verlustgeschwindigkeit (v_δ) also $v_\varepsilon > v_\delta$. Die Differenz aus beiden ergibt die Wachstumsgeschwindigkeit $v_w = v_\varepsilon - v_\delta$. Bei der Regeneration der verlorenen Masse bis zur ersten Häutung ist die Verlustgeschwindigkeit v_δ als sehr gering anzusehen und in erster Annäherung zu vernachlässigen, so daß die Wachstumsgeschwindigkeit $v_w = v_\varepsilon - o$ der Ersatzgeschwindigkeit gleichgesetzt werden müßte, wenn nicht die Regeneration eine Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit mit sich bringt. Gehen wir auf diesen, bei den Krebsen zutreffenden Fall ein, so haben wir die Ersatzgeschwindigkeit v'_ε ($= v_w$) noch mit einem Faktor r zu multiplizieren, die spezifische Regenerationskonstante der Tierart, um die Regenerationsgeschwindigkeit (v_r) zu erhalten: $v'_\varepsilon \cdot r = v_r$.

Während der Zeit bis zur ersten Häutung wird also das Regenerat die Größe $v'_\varepsilon \cdot r \cdot \tau$ erreichen; da nun die erste Häutung eintritt, wenn $v'_\varepsilon = \frac{k}{\tau}$ wird, so wird das Regenerat zur Zeit der ersten Häutung die Größe $\frac{k}{\tau} \cdot r \cdot \tau$ erreicht haben; da sich die Zeit eliminiert, k und r Konstanten sind, so heißt dies: das Regenerat erreicht zur Zeit der ersten Häutung (bei gleich großen Individuen etc.) dieselbe Größe, unabhängig von der zur Regeneration verwendbar gewesenen Zeit. Dies Ergebnis ist durch die Versuche von Zeleny vollständig vorweggenommen worden."

„Es läßt sich aus der gegebenen Ableitung voraussagen, daß es Fälle geben wird, in denen der Verlust verhältnismäßig so viel neues Material beanspruchen wird, daß trotz Verkleinerung der Anfangsmasse doch keine Erhöhung der Ersatzgeschwindigkeit zustande kommen kann."

Die Formel für die Ersatzgeschwindigkeit nach Verkleinerung einer Masse M auf μ

$$\frac{m\,T}{\mu} > k$$

gilt nur unter der Voraussetzung, daß der im Verlaufe der Zeit bis zur nächsten Häutung zugewachsene Teil des Regenerates gegenüber μ vernachlässigt werden kann.

Allgemeiner muß zur Masse μ auch noch eine Masse ν hinzugefügt werden, die den durch Regeneration gewonnenen Zuwachs darstellt. Nur wenn derselbe verhältnismäßig gering ist (hochstehende und alte Tiere) kann $\mu - \delta\nu \doteq \mu$ gesetzt werden.

Ist ν bedeutend (niedrigere und junge Tiere), so kann $\frac{m\,T}{\mu+\nu}$ $\gtreqless k$ werden und daher $\frac{m\,T}{(\mu+\nu)\,T} \gtreqless v_\varepsilon$, d. h. die neue Ersatzgeschwindigkeit wird gleich oder sogar geringer sein als im nichtverstümmelten Falle, es wird die Konstante k gleichzeitig oder erst später als normal erreicht werden (in $T_\nu \gtreqless$ T-Zeit) und die Häutung gleichzeitig oder später als normal eintreten:

$$\frac{m\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu} = \frac{k}{T_\nu} = v'_\varepsilon.$$

Ein solcher Fall ist von Emmel für den jungen Hummer beschrieben.

Ist seit einer Häutung eine bestimmte Zeit (z) vor Eintritt des Verlustes verflossen, so ist auf das später verlorene Glied Ersatzmasse verschwendet (Verschwendung = y) worden und zwar um so mehr, je später die Gliedmasse entfernt wurde. Es ist daher zur späteren Verteilung um so weniger Ersatzmasse (m') vorhanden, je später die Amputation erfolgte, je später also Z wird: $m' = m - zy$.

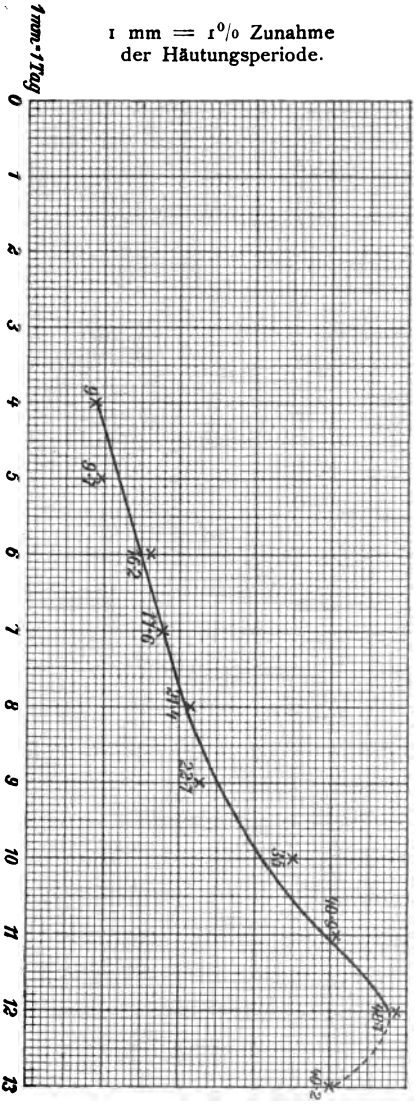
Setzen wir also in die Formel für die Ersatzgeschwindigkeit $\frac{m\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu} = v'_\varepsilon$ an Stelle von m ... m' ein: $\frac{(m - zy)\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu} = v'_\varepsilon$, so wird mit zunehmender Zeit $Z > z$ auch

$$\frac{(m - Zy)\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu} < \frac{(m - zy)\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu} \text{ und daher}$$

$\frac{(m - Zy)\,T_\nu}{(\mu + \nu)\,T_\nu} < v'_\varepsilon$, und nach analoger Bezeichnung $\frac{(m - Zy)\,T_\nu}{(\mu + \nu)\,T_\nu} = v''_\varepsilon$ gesetzt: $v''_\varepsilon < v'_\varepsilon$,

d. h. die Ersatzgeschwindigkeit wird um so geringer, also die Zeit bis zur nächsten Häutung umso länger, je längere Zeit seit einer Häutung zur Zeit des Verlustes verflossen war, was wieder mit Emmels Versuchen völlig übereinstimmt. Tragen wir die Tage, welche von einer Häutung bis zum Tage der Amputation verflossen waren, auf der Abszisse, die perzentuelle Zunahme der Zeit zwischen der einen Häutung und der nächsten im Vergleich zur normalen auf den Ordinaten auf, so erhalten wir eine ansteigende Kurve prozentmäßiger Verlängerung der Häutungsintervalle ("length of molting periods"). (Fig. 4.)

Da wir die Verlängerung des Inter-



(Nach Emmel p. 281. 1906.)

Fig. 4.

Kurve der Abhängigkeit der Häutungsgeschwindigkeit von der Zeit, zu welcher Scherenamputationen bei jungen Hummern nach einem bestimmten Häutungstage ausgeführt worden waren.

valls auf die Benötigung einer Masse zu Zwecken des Regenerates zurückgeführt haben, so dürfte bei ein- und demselben Versuchsmateriale keine Verzögerung eintreten, wenn keine Regeneration aus irgend einem Grunde eingetreten war.

Und auch dies bestätigen Emmels Versuche: denn einige aus unbekannten Gründen nicht regenerierende Hummer zeigten eher eine Beschleunigung, verhielten sich also wie die älteren und höheren Versuchstiere Zelenys, wo $\mu - \nu\,\delta \doteq \mu$ gesetzt werden konnte, da bei diesen nicht regenerierenden Hummer $\mu - O = \mu$ sein mußte.

In neuester Zeit hat Margarete Zuelzer bei ein- und derselben Tierart, nämlich Asellus aquaticus, der Wasserassel, je nach der Abänderung der Versuchsbedingungen alle Fälle der Beschleunigung oder Verzögerung der Häutungsgeschwindigkeit nachgewiesen.

VI.

"Chance."

Wir haben bisher eindeutig bestimmte Probleme behandelt.

Es gibt aber in der Formenwelt eine Reihe von Erscheinungen, die von einer anscheinend gleichen Basis ausgehend, zu zwei verschiedenen Formen führen können.

Solche sind z. B. die Ausbildung asymmetrischer Organe und die Geschlechtsbestimmung. Als Beispiel asymmetrischer Ausbildung, welche in zwei einander entgegengesetzte Formen führen kann, will ich den Fall der ungleichen Scheren bei Krustazeen behandeln. Diese Ungleichscherigkeit oder Heterochelie tritt bei manchen Krebsarten ganz typisch in der Weise auf, daß in der Hälfte der Exemplare auf der rechten, in der anderen Hälfte auf der linken Seite des Körpers eine besondere Differenzierung der Schere stattfindet. Diese grössere Schere kann also Knoten- oder Knack-, kurz K-schere bezeichnet werden, während die kleinere der Gegenseite Zähnchen- oder Zwick-, kurz Z-schere genannt werden kann.

Es ist nicht bekannt, was ursprünglich das bestimmende Moment für die Stellung der großen Schere war; bei den jetztlebenden Tieren scheint die Vererbung in dem Sinne eine gewisse Rolle zu spielen, als Nachkommen eines Weibchens großenteils die Scherenasymmetrie desselben aufweisen.

Jedoch ist die Asymmetrie keineswegs unabänderlich fixiert, wie ich zuerst bei Versuchen an Alpheus-Arten fand.

Wird bei Alpheus die K-schere durch Autotomie an der vorbestehenden Bruchstelle entfernt, so bildet sich die Z-schere nunmehr zur K-schere um, während an Stelle die autotomierte Schere eine Z-schere regeneriert.

Es hat also eine völlige Umkehr der Asymmetrie stattgefunden.

Anders verhielt sich der Hummer, welcher in meinen (und Morgans) Versuchen die K-schere direkt regenerierte.

Einen dritten Fall ergaben die Krabben: hier kommt es nach der ersten auf die Autotomie folgenden Häutung zwar zu einer Regeneration einer Z-schere an Stelle der K-schere, aber die Umwandlung der alten Z-schere tritt erst im Laufe weiterer Häutungen auf.

Fassen wir die Prozesse, nach der Amputation als Wachstumsprozesse in Ausgleichung eines gestörten Gleichgewichtszustandes auf, die Regeneration als eine Beschleunigung des normalen Wachstums, so wird es bei den verschiedenen Arten lediglich darauf ankommen, daß der asymmetrisch zu erreichende höhere Differenzierungszustand auf einer Seite früher erreicht wird, als auf der andern, damit mit dem Eintreten des Gleichgewichtes die Ursache für weitere Veränderungen des Wachstums wegfalle.

Da die Differenzierung der Scheren mit dem Altersstadium zunimmt, dieses aber durch das Produkt aus Entwickelungsgeschwindigkeit (v) und Zeit (t) gegeben ist, so können wir unter der Voraussetzung der einfachsten Beziehung zwischen Zunahme der Differenzierung und Altersstadium, nämlich der Proportionalität, die Differenzierung $d = v\,t\,.\,k$ schreiben, wobei k eine spezifische (Art-) Konstante bedeutet (die wir für die weitere Ausführung nicht benötigen werden).

Amputieren wir in einem bestimmten Alter (t) die rechte (r) Knotenschere und lassen dieselbe eine Zeit (t_r) regenerieren (etwa bis zur nächsten Häutung), so erhalten wir

für die regeneriende Schere $d_r = v_r\,.\,t_r\,.\,k$

„ „ nicht amputierte (l) Schere $d_l = v_l\,.\,t_l\,.\,k$,

wobei die Entwickelungsgeschwindigkeit des Regenerates (v_r) größer ist als die der nicht operierten Schere (v_l), also $v_r > v_l$, hingegen die

Regenerationsdauer (t_r) kleiner als das Alter der nicht operierten Schere (t_l), $t_r < t_l$; mithin bestehen folgende Beziehungen:

$$\begin{array}{c} d_r = v_r \,.\, t_r \,.\, k \\ \vee \quad \wedge \quad \| \\ d_l = v_l \,.\, t_l \,.\, k \end{array}$$

Für das Verhältnis der Differenzierung beider Scheren

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r}{v_l} \,.\, \frac{t_r}{t_l} \,.\, \frac{k}{k}$$

kommt k in Wegfall und es ergeben sich 3 Fälle:

I. $\frac{v_r}{v_l} < \frac{t_l}{t_r}$, dann ist $v_r\, t_r < v_l\, t_l$, somit $d_r < d_l$, d. h. Differenzierungszustand der regenerierten Schere geringer als der der nicht amputierten.

Hiermit stimmt die Berechnung für Alpheus

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{61}{100} \text{ bis } \frac{68}{100}.$$

II. $\frac{v_r}{v_l} > \frac{t_l}{t_r}$, dann ist $v_r\, t_r > v_l\, t_l$, somit $d_r > d_l$, d. h. der Differenzierungszustand der regenerierten Schere ist der höhere.

Die „Direkte Regeneration" des Hummers ergibt:

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{185\,(370)}{100}.$$

III. $\frac{v_r}{v_l} = \frac{t_l}{t_r}$, dann ist $v_r\, t_r = v_l\, t_l$, somit $d_r = d_l$, d. h. der Differenzierungsungszustand beider Scheren ist nach Ablauf der Versuchszeit der gleiche.

Die Krabben ergaben

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{80 \text{ bis } 90}{100},$$

also annähernd $d_r = d_l$, jedoch nicht ganz! dementsprechend macht sich denn auch der Vorsprung der nicht operierten Seite (d_l) bei weiteren Häutungen geltend und es tritt dann, wie bei Alpheus gleich, „Kompensatorische Hypertypie" ein.

Daß es sich tatsächlich um relative Geschwindigkeiten und nicht um spezifisch-konstante Verhältnisse handelt, erweisen Versuche, worin die Entwickelungsgeschwindigkeiten abgeändert werden.

a) Wilson durchschnitt bei Alpheus nach Autotomie der K-schere den Nerv der Z-schere und erhielt dann zwei Scheren mittlerer Differenzierung. Wenn die Durchschneidung, wie wir ja aus anderen Erfahrungen her wissen, eine Herabsetzung der Entwicklungsgeschwindigkeit $\left(\frac{1}{y}\right.$ ihres Wertes$\left.\right)$ bedingt, so kann unsere Formel

$$\frac{v_r}{v_l} < \frac{t_l}{t_r} \text{ in } \frac{v_r}{v_l y} = \frac{t_l}{t_r} \text{ übergehen.}$$

b) Werden beide Scheren einfach autotomiert, so erhalten wir ganz dasselbe Verhältnis wie ohne Regeneration mit dem Unterschiede, daß die Regenerations-Zeit t_r kleiner ist als das Alter t, da aber im Verhältnis

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r \,.\, t_n \,.\, k}{v_l \,.\, t_n \,.\, k},$$

nunmehr t_n wegfällt, so ist am Verhältnis $\frac{d_r}{d_l}$ nichts geändert und es erfolgt in der Tat direkte Regeneration.

c) Setzen wir nun die Entwickelungsgeschwindigkeit durch Durchtrennung beider Nerven nach beiderseitiger Autotomie herab, also v_r auf $\frac{v_r}{y}$, und v_l auf $\frac{v_l}{y}$, so ändern wir ebenfalls nichts am Verhältnis

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r}{y} \,.\, t_n \,.\, k : \frac{v_l}{y} \,.\, t_n \,.\, k = \frac{v_r}{v_l};$$

demnach soll auch direkte Regeneration eintreten, und dies geht aus Wilsons Versuchsresultaten hervor.

d) Wird nicht die K-schere, wohl aber die linke Z-schere amputiert, so tritt nicht etwa eine Vertauschung der Scheren, sondern eine direkte Regeneration von Z ein, entsprechend der Formel

$\left.\begin{matrix} d_r = v_r \,.\, t_r \\ d_l = v_l \,.\, t_l \end{matrix}\right\}$, wo v_r annähernd $= v_l$ ist, indem die größere Entwickelungsgeschwindigkeit der K-schere durch die größere Geschwindigkeit der Z-schere bei Regeneration aufgehoben wird.

e) Wird die rechte K-schere total exstirpiert, also die Entwickelungsgeschwindigkeit weiter herabgesetzt, und die Z-schere amputiert, so haben wir

$$d_r = \frac{v_r}{z} \cdot t_n$$

$d_l = v_l \cdot t_n$, also das Verhältnis

$\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r}{z} \cdot t_n : v_l \cdot t_n$, und $\frac{v_r}{z} < v_l$, mithin $d_r < d_l$ und die alte Z-schere wird von der K-schere nicht mehr eingeholt werden. Beobachtet ist bisher nur das Vorstadium, in dem die Z-schere wieder als solche regeneriert, die K-schere den Zustand wie kurz nach einer Autotomie erreicht hat, was also den Ausgang für eine gewöhnliche Umkehr ergibt.

Nicht bei allen asymmetrischen Krebsarten ist die Asymmetrie wahllos je auf eine halbe Anzahl der Exemplare verteilt. So gibt es eine große Krabbengruppe, welche nur eine geringe Anzahl Linkshänder besitzt; ja wahrscheinlich sind diese bloß durch kompensatorische Hypertypie umgewandelte Rechtshänder.

Bei anderen Gruppen, so den Einsiedlern finden sich unter einer Art entweder bloß Links- oder bloß Rechtshänder.

Ferner gibt es Arten mit sekundären Geschlechtscharakteren, wo bloß das ♂ Asymmetrie aufweist (z. B. die Krabbe Xantho rivulosus) oder es ist neben der in beiden Geschlechtern bestehenden Asymmetrie noch ein sekundärer Geschlechtscharakter in der Ausbildung der kleinen Schere vorhanden, die dann beim ♂ höher differenziert erscheint. (Alpheus heterochelis nach Wilson, auch bei anderen Alpheus-Arten.)

Im letzteren Falle muss also die Entwickelungsgeschwindigkeit, gleiche Größe der Geschlechtstiere in gleichem Alter (t) vorausgesetzt, beim ♂ an der Z-schere größer gewesen sein als beim ♀:

$$\begin{array}{l} d_{l♂} = v_{l♂} \cdot t \\ \qquad\quad \vee \quad \| \\ d_{l♀} = v_{l♀} \quad t, \text{ und } d_{l♂} > d_{l♀}. \end{array}$$

Da die K-schere keinen Sexualdimorphismus aufweist, so haben wir hiefür $v_{r♂} = v_{r♀}$ zu setzen.

Autotomieren wir die rechts stehende K-schere, und setzen deren Regenerat in die Formel ein, so ergibt sich

$$d_r\sigma = v_r\sigma \cdot t_n \text{ und}$$
$$\| \quad \|$$
$$d_r\varphi = v_r\varphi \quad t_n, \text{ mithin } d_r\sigma = d_r\varphi.$$

Bilden wir nun das Verhältnis aus $\frac{d_l}{d_r}$ für ♂ und ♀ so erhalten wir $\frac{d_l\sigma}{d_r\sigma} > \frac{d_l\varphi}{d_r\varphi}$, d. h. daß der Differenzierungsunterschied zwischen der neuen, linken K-schere und der regenerierten rechten Z-schere beim ♂ weiter vorgeschritten sein wird, als beim ♀, was wieder Wilson bei seinen Versuchen beobachtet hat.

Wenn bei einer Art die Männchen durchgehend Asymmetrie eines Organes aufweisen, die Weibchen durchgehend Symmetrie und beide in gleichen Zahlen vorhanden sind, so haben wir einen weiteren Fall sogenannter „Zufalls"- oder „Chance"-Determination, indem das Geschlecht selbst ja meist einer nicht bestimmbaren Ursache seine Entstehung verdankt.

Das Geschlecht weist übrigens im Allgemeinen, was die sekundären Charaktere anbelangt, eine ähnliche Verschiebbarkeit auf, wie die Scherenasymmetrie.

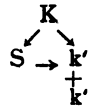
Nur handelt es sich hier nicht um die Vertauschung verschiedener Körperseiten, sondern wahrscheinlich den entgegengesetzt gerichteten Ablauf von Stoffwechselreaktionen.

Anmerkung: Über eine **hypothetische** Darstellung der Geschlechter.

Bezeichnen wir das Keimplasma der (befruchteten) Eizelle mit K, so wird dasselbe sich im Laufe der Individualentwickelung immer mehr in somatisches Plasma (S) umsetzen, während bloß ein Teil wieder zum Keimplasma der Geschlechtszellen (K') wird.

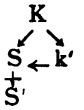
Wir erhalten also das Schema:

Nun wissen wir ferner, daß die Geschlechtsreife erst spät aufzutreten pflegt und zur Zeit derselben andere Körperteile beim Weibchen zugunsten derselben abgezehrt werden, also von S noch Stoff gegen k' abgegeben wird: wir erhalten also für

♀ 

eine gewaltige Zunahme der Keimsubstanz.

Umgekehrt wissen wir, daß beim ♂ mit der Ausbildung der Geschlechtsreife erst die volle Entwickelung der Artcharaktere, welche von Weibchen meist gar nicht erreicht wird, eintritt und daher von den Keimdrüsen Substanzen an das Soma abgegeben werden dürften (innere Sekretion), wir erhalten also für das

♂ 

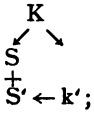
wobei der Stoff S' von S verschieden sein kann (ein Reizstoff oder „Hormon" nach Starling).

Ob ein Tier ♂ oder ♀ wird, würde davon abhängen, ob der Stoffwechselstrom von S gegen k' oder umgekehrt verläuft.

Wird durch Exstirpation der Keimdrüsen beim ♂ im jugendlichen Alter der Zufluß von k' zu S verhindert, so entsteht ein dem weiblichen Charakter näher stehender Kastrat;

Nach Ausbildung von S + S' kastrierte ♂♂ verändern sich nicht mehr.

Wird das ♀ kastriert, so erfolgt an Stelle des Verbrauches von K aus dem Soma zu Genitalzellen, die Wiederverwendung zum Soma und es ergibt sich die Ausbildung männlicher Charaktere an weiblichen Kastraten



auch alte Weibchen, deren Keimdrüsen nicht mehr weiter wachsen, erhalten männliche sekundäre Geschlechtscharaktere (möglicherweise ist überhaupt bei einem gewissen Alter S genügend angesammelt, um auch ohne Sterilität solche zu liefern?).

VII.

Kombinationen.

Die von einem Elternpaare abstammenden Kinder können untereinander nicht nur dem Geschlechte nach verschieden sein, sondern auch in solchen Charakteren voneinander abweichen, die gar nicht mit dem Geschlechte zusammenhängen.

So kann bei Menschen der eine Bruder braune, der andere schwarze Haare aufweisen. Die naheliegendste Erklärung für solche Erscheinungen bietet die Vererbung bei den zweigeschlechtlichen Organismen.

Da bei solchen zweierlei Keimprodukte vorhanden sind, deren Vermischung erst zur Entwickelung der neuen Generation dient, können Verschiedenheiten unter den Abkömmlingen auf verschiedene Mischungsverhältnisse der Keimprodukte zurückgeführt werden.

Wie bereits eingangs erwähnt, wird bei der Reifung der Keimprodukte die Anzahl der Chromosomen auf die Hälfte herabgesetzt und dann erst bei der Besamung des Eies wieder die volle Zahl hergestellt.

Haben wir es nun mit zwei deutlich von einander verschiedenen Eltern zu tun. also z. B. mit Angehörigen verschiedener Rassen, und bezeichnen wir die Chromosomenmasse des einen Elters mit DD die des zweiten mit RR, so ist in den reduzierten, reifen Keimzellen einerseits die Chromosomenmasse D, anderseits die Chromosomenmasse R vorhanden.

Paaren wir je einen Angehörigen der einen Rasse mit einem der anderen, so erhalten wir in der ersten Kreuzungsgeneration Nachkommen mit der Chromosomenmasse DR (oder RD, was in der Regel gleichwertig ist).

Falls beide Chromosomenmassen, D und R, die gleiche Stärke besitzen, sind Nachkommen zu erwarten, die in allen ihren Charakteren die Mitte zwischen den Eltern halten.

Erfahrungsgemäß kommt dieser Fall jedoch nicht allzuhäufig vor, wie es scheint namentlich bei Artkreuzungen (Bastardierungen der höheren Tiere).

Gewöhnlich tritt die Erscheinung auf, dass der eine Charakter weitaus oder völlig überwiegt, sogenannte Präpotenz oder „Dominanz" (D).

Es sind also dann alle Nachkommen 1. Kreuzungsgeneration DR und RD nicht von reinen DD-Organismen zu unterscheiden. Paart man jedoch nun diese gleichförmige Generation untereinander, so müssen in den reduzierten Keimzellen R und D wieder allein auftreten und wenn wahllos gepaart wird, werden der Wahrscheinlichkeit nach die vier Kombinationen DD, DR, RD und RR in gleicher Anzahl entstehen.

Da aber DD, DR und RD nicht zu unterscheiden sind, so erhalten wir dreimal die der Dominante entsprechende Form, wenn wir die nicht dominierende, sog. „rezessive" Form RR bloß einmal erhalten.

Da die rezessiven Formen bloß R in den reduzierten Keimzellen enthalten können, so werden sie untereinander gekreuzt stets nur RR ergeben können: d. h. rezessive müssen immer rein fortzüchten.

Nicht so verhält es sich mit den äußerlich Dominanten gleichenden Formen der 2. Nachkommengeneration: von diesen kann nur ein Drittel (DD) rein als Dominante fortziehen; die zwei Drittel RD und DR werden wieder die Kombinationen DD, DR RD und RR gestatten, das heißt auch bei Selbstbefruchtung wieder Nachkommen dominanter Form und rezessiver und zwar wieder im

Verhältnis 3 (DD, DR, RD): 1 (RR) ergeben. Weitere Generationen ergeben kein neues Resultat mehr, da von den gleichen Verhältniszahlen ausgehend. Wir haben angenommen, daß die zweite Generation durch Selbstbefruchtung sich fortzupflanzen vermag.

Dies ist bei Pflanzen möglich, die einhäusig sind, wo also mit dem Pollen ein und desselben Individuums die Befruchtung der eigenen Samen vorgenommen werden kann.

Bei den meisten Tieren ist aber eine Selbstbefruchtung nicht tunlich, und zwar bei den höheren schon deshalb nicht, weil in der Regel nicht beide Geschlechter in einem Individuum vereint sind.

Da man nun die Dominanten DD von den Formen DR und RD nicht unterscheiden kann, also auch nicht nach Wahl Eltern der DD-Form zur Verwendung gelangen können, so ergibt sich eine Abänderung in der Berechnung der erläuterten vom Botaniker Gregor Mendel gefundenen Vererbungsregeln.

Da nämlich DD, DR und RD wahllos untereinander gepaart werden, so ergeben sich für die 2. Nachkommengeneration die Kombinationen

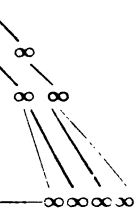
DD, DR, DD,
DD, DR, DD,
RD, RR, RD, wovon 8 von DD nicht

zu unterscheiden, bloß 1 RR der rezessiven Form gleicht und natürlich rein fortzüchten muß.

Werden die dominant erscheinenden Nachkommen 2. Generation weiter gezogen, so haben wir für die 3. Nachkommengeneration die 8 oben namhaft gemachten Kombinationen wieder zu kombinieren. Da sich von DD 4 und von DR und RD je 2 Wiederholungen darunter befinden, so können wir ebensogut 2 DD : 1 DR : 1 RD in Betracht ziehen und erhalten die Kombination von

DD, DD, DR, RD:
DD, DD, DR, DD,
DD, DD, DR, DD,
DD, DD, DR, DD,
RD, RD, RR, RD, also 15 D : 1 R.

			D	:	R
Wir haban also: Eltern		(P)	1	:	1
1. (Kreuzungs-) Kindergeneration		(F_1) . . .	∞	:	0
2.	„	(F_2) . . .	3	:	1
3.	„	(F_3) . . .	8	:	1
4.	„	(F_4) . . .	15	:	1
und für eine beliebige n^{te} Kreuzungsgeneration					
(wenn $n > 1$),		(F_n) . . .	(n^2-1)	:	1



da für F_2 das Verhältnis $3 : 1 = [(2^2 = 4) - 1] : 1$
„ „ F_3 „ „ $8 : 1 = [(3^2 = 9) - 1] : 1$
„ „ F_4 „ „ $15 : 1 = [(4^2 = 16) - 1] : 1$
usw.

Wir haben bisher bloß den Fall in Betracht gezogen, daß alle Eigenschaften einer reduzierten Keimzelle als Ganzes vererbt werden. Nun sind aber diese Eigenschaften oft trennbar, so kann z. B. eine männliche weiße Tanzmaus mit einer weiblichen weißen Laufmaus gekreuzt werden. Bezeichnen wir die graue Farbe mit A, das Laufen mit B; die weiße Farbe mit a, das Tanzen mit b, so sind in den unreduzierten Keimzellen der 1. Mischlinsgeneration die Chromosomenpaarlinge $\begin{matrix} A-B \\ a-b \end{matrix}$ vorhanden, da nach Suttons Untersuchungen homologe Chromosomen (bei verschiedenen Eltern sog. „Allelomorphe") sich einander gegenüber gruppieren.

Bei der Reduktion wird auf diese Art eine homologe Reihe A — B oder a — b ausgeschieden, und es ergeben sich für die 2. Nachkommengeneration die Kombinationen:

$$\begin{matrix} A-B & A-B & a-b & a-b \\ A-B & a-b & A-B & a-b; \end{matrix}$$

sind A und B dominante Eigenschaften, so haben wir für die Körpereigenschaften:

$$\underbrace{D_1 - D_2 \quad D_1 - D_2 \quad D_1 - D_2}_{3\ (D_1 - D_2)} \quad R_1 - R_2, \text{ d. h. } 1\ (R_1 - R_2)$$

wie bei einem Charakter.

Wenn jedoch A dominant, hingegen B rezessiv ist, so erhalten wir:

$$1\,\underbrace{(D_1 - R_2}\quad \underbrace{D_1 - D_2\quad D_1 - D_2}\quad R_1 - D_2 \text{ oder}$$
$$1\,(D_1 - R_2) : \quad 2\,(D_1 - D_2) \quad : 1\,(R_1 - D_2),$$

d. h. es sind nunmehr drei Kombinationen somatischer Eigenschaften erhältlich, wobei die mit beiden dominanten Charakteren die doppelte Anzahl Individuen der beiden anderen Kategorien erhalten. Achten wir jedoch nur auf ein Eigenschaftspaar, so bleibt das Mendelsche Zahlenverhältnis aufrecht:

$$(1\ D_1 + 2\ D_1 = 3\ D_1) : 1\ R_1 \text{ und}$$
$$(2\ D_2 + 1\ D_2 = 3\ D_2) : 1\ R_2.$$

Sehr oft können die ursprünglich einander zugeordneten Chromosomenpaarlinge A — B und a — b bei der Kreuzung gespalten werden in dem Sinne, daß nunmehr auch A — b und a — B einander sich gesellen können; es ergeben sich für die 2. Generation dann die 16 Kombinationen:

1. A — B, A — B; 2. A — B, a — b; 3. A — B, A — b; 4. A — B, a — B; 5. a — b, A — B; 6. a — b, a — b;
7. a — b, A — b; 8. a — b, a — B; 9. A — b, A — B; 10. A — b, a — b; 11. A — B; A — b; 12. A — b, a — B;
13. a — B, A — B; 14. a — B, a — b; 15. a — B, A — b; 16. a — B, a — B.

Bezeichnen A und B die dominanten Eigenschaften, so ergeben sich die Fälle:

$$1 - 5,\ 9,\ 12,\ 13,\ 15 = 9\ D_1 - D_2$$
$$7,\ 10,\ 11 = 3\ D_1 - R_2$$
$$8,\ 14,\ 16 = 3\ R_1 - D_2$$
$$6 = 1\ R_1 - R_2$$

Hierfür gibt es zahlreiche botanische Beispiele und zoologische namentlich an Hühnern gewonnene: so erhielt Bateson (1901, 104) aus weißen (D_1) „Leghorn" mit einfachem Kamm (R_1), und dunklen (R_2) „Indian Game" mit Erbsenkamm (D_2) in 2. Generation die Kombinationen:

Licht (D_1) mit Erbsenkamm	(D_2) . .	111	Hühner	9	$D_1 - D_2$
„ (D_1) „ einfachem Kamm	(R_2) . .	37	„	3	$D_1 - R_2$
Dunkel (R_1) „ Erbsenkamm	(D_2) . .	34	„	2,8	$R_1 - D_2$
„ (R_1) „ einfachem Kamm	(R_2) . .	8	„	0,6	$R_1 - R_2$

Weitere Ableitungen erfordern solche Fälle, wo ein Merkmal nur bei dem Zusammentreffen zweier (oder mehr?) Kompenenten sichtbar wird, wie dies durch Cuénot für Mäuse nachgewiesen würde. Den relativ einfachsten Fall dieser Art bieten die Ratten, Kreuzungen aus wilden grauen und weißen gezogenen, die aber einen gescheckten Vorfahr besessen haben. Bezeichnen wir das (dominante) Gefärbtsein als D das Nichtgefärbtsein als R, die (dominante Einfärbigkeit als E und die Scheckung als S, so sind die Eltern als DE und ES zu bezeichnen; die erste Nachkommengeneration (F_1) hat DE . ES im Keimplasma. Nach der Aufspaltung sind die Kombinationen

DE, DS, RF, RS

möglich und wir erhalten für die 2. Nachkommengeneration (F_2) entsprechend unseren 16 Kombinationen:

1) DEDE	5) DSDE	9) REDE	13) RSDE
2) DEDS	6) DSDS	10) REDS	14) RSDS
3) DERE	7) DSRE	11) RERE	15) RSRF
4) DFRS	8) DSRS	12) RERS	16) RSRS

Davon sind 9 (alle mit D und E grau-einfärbig) ($D_1 - D_2$)
„ „ 3 (6, 8, 14 grau-gescheckt) ($D_1 - R_2$)
die übrigen 4 (11, 12, 15, 16) einfärbig weiß, weil die Scheckung nur zum Vorscheine kommen kann, wenn sie mit einer Kompenente für Gefärbtsein zusammentrifft; es kann daher auch im Falle 16, wo keine Dominante die Scheckung unterdrücken würde, keine solche entstehen.

Es existieren also eine große Anzahl Kombinationen, die nicht im Soma unterschieden werden können, aber bei weiteren Kreuzungen durch Zusammentreffen mit anderen Keimstoffträgern sich als verschieden erweisen. Wie groß ist nun die Anzahl möglicher Rassen einer Art? Da jede Rasse ihre eigene Keimform (G) besitzt;

jede Keimform aber aus einer Kombination der selbständig variablen Eigenschaften („Keimplasmaportionen" Haacke, Anzahl v) besteht und jede dieser Eigenschaften in einer Reihe von Modifikationen bestehen kann (in m_1, m_2 . . . . . m_v), und jede dieser sich mit jeder einer anderen Eigenschaft kombinieren kann, so ist die

Rassenmenge $\Sigma R = \Sigma G = m_1 . m_2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad m_v$;

da sich bei Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung durch die Besamung jede Keimzellenform des einen Elters mit jeder Keimzellenform des anderen sich kombinieren kann, so erhält man (nach Haacke) für die Anzahl der überhaupt möglichen Individualformen (J) einer Organismenart die „Kombinationen mit Wiederholungen zweiter Klasse"

$$\Sigma J = \frac{m_1 (m_1 + 1)}{1 . 2} \cdot \frac{m_2 (m_2 + 1)}{1 . 2} \cdot \ldots \cdot \frac{m_v (m_v + 1)}{1 . 2}$$

$$= \frac{m_1 (m_1 + 1) . m_2 (m_2 + 1) . \ldots . m_v (m_v + 1)}{2^{m_v}}$$

Nehmen wir auf Dominanz, Aufspaltung und Kryptomerie keine Rücksicht, sondern machen die Annahme, daß im Kinde die beiden elterlichen homologen Eigenschaften sich gleich verhalten, und bezeichnen die Summe der Keimmassen der Eltern mit 1, so würde auf alle Kinder $^1/_2$ der Keimmassen jedes Elters entfallen. Da jedoch bei der Reifeteilung Chromosomen ausgeschieden werden, so wird die Kombination nur dann eindeutig sein, wenn jede Eigenschaft bloß in einer Modifikation vorhanden ist. Sind jedoch mehrere Modifikationen vorhanden, z. B. 4 deshalb, weil jeder Großelter eine eigene gehabt hat, so wird nach der Ausscheidung in der Reifkeimzelle jeden Elters entweder noch Keimmasse jegliche Art Chromosomen enthaltend vorhanden sein oder bloß die des einen Großelters.

Bezeichnen wir die Keimform der Eltern als $G_1 G_1 G_2 G_2$ und $G_3 G_3 G_4 G_4$, so kann noch nach der Reifung

entweder:	$G_1 G_2$	und entweder:	$G_3 G_4$	
oder:	$G_2 G_1$	oder:	$G_4 G_3$	
„	$G_1 G_1$	„	$G_3 G_3$	
„	$G_2 G_2$	„	$G_4 G_4$	vorhanden sein.

Die Hälfte der Reifezellen (etwa $G_1G_2 + G_2G_1$) wird die vollen Eigenschaften der Eltern ergeben; 1/4 Großväterliche (etwa G_1G_1), 1/4 Großmütterliche (etwa G_2G_2).

Von der ganzen Erbmasse wird also bloß die Hälfte die somatischen Merkmale der Eltern unverändert zu reproduzieren streben, und auf jeden Elter entfällt bloß 1/4 im Aussehen der Nachkommenschaft; auf die 4 Großeltern käme zusammen die Hälfte im Aussehen der Nachkommenschaft, soferne sie aus lauter gleichen Eigenschaftsträgern bestünde; da jedoch in Wirklichkeit wieder jeder Großelter von zwei verschiedenen (Urgroß)-Eltern abgeleitet ist, so ist nur die Hälfte der Hälfte, also 1/4 der Erbmasse 1 auf die 4 Großeltern und bloß 1/4 des 1/4, also 1/16 jedem einzelnen Großelter ähnliche Nachkommenschaft zu rechnen.

Es entfallen also auf:

die 2 (2^1) Eltern (Generation P_1) von der Erbmasse 1 . . 1/2 $= \frac{1}{2^1}$,
einen Elter 1/4 ($1/2^2$) ähnliche Nachkommen,

die 4 (2^2) Großeltern (P_2) von der Erbmasse 1 . . 1/4 $= \frac{1}{2^2}$,
einen Großelter 1/16 ($1/4^2$) ähnliche Nachkommen,

die 8 (2^3) Urgroßeltern (P^3) von der Erbmasse 1 . . 1/8 $= \frac{1}{2^3}$,
einen Urgroßelter 1/64 ($1/8^2$) ähnliche Nachkommen,

die 2^x Ahnen Gen. P_x von der Erbmasse . 1 . . . . . $\frac{1}{2^x}$,
einen Ahnen P_x . . . . $1/(2^x)^2$ ähnliche Nachkommen.

Die Bedeutung des Anteils an der Ähnlichkeit der Nachkommen ist eine verschiedene, je nach der Trennung der Eigenschaftsträger bei der Kreuzung.

1. Findet überhaupt bloß gleichförmige Verschmelzung statt, so zeigt der Anteil den Grad der Ähnlichkeit eines jeden Kindes mit den Aszendenten an;

2. Findet zwar keine Verschmelzung statt, aber werden von jedem Vorfahr die Eigenschaftsmodifikationen auf denselben Nach-

kommen vererbt, so zeigt der Anteil die Ausdehnung der von dem Aszendenten bestimmten Eigenschaften an jedem Kinde an;

3. Findet wieder völlige Trennung der Eigenschaftskomplexe statt, so zeigt der Anteil an, wieviele unter den Kindern jedem Aszendenten ähnlich sehen.

Galton berechnete z. B. bei Bassethunden, daß 180 einer bestimmten Farbe in einer bestimmten Generation geboren werden sollten; in der Tat wurden es 181.

VIII.

Variation und Selektion.

Wenn man nicht deutlich unterschiedene Individuen verschiedener Rassen, sondern einander ähnliche Individuen derselben Rasse vergleicht, so lassen sich immer noch kleinere Unterschiede herausfinden, an denen die Individuen erkannt werden können. Namentlich, wenn die Messung zu Hilfe genommen wird, läßt sich eine Identifizierung machen, auch dort wo rasch veränderliche Merkmale ein und dasselbe Individium haben verschieden erscheinen lassen; hierauf beruht ja die anthropometrische Methode zur Agnoszierung von Verbrechern.

Man bezeichnet im Gegensatze zu den durch scharfe Unterschiede ausgezeichneten Mutationen die Individuen mit geringeren Abweichungen als die Varationen einer Rasse.

Mit der Klassifikation, den gesetzmäßigen Zusammenhängen und der Bedeutung der Variationen für die Artbildung befassen sich die „Variations-Statistiker", die namentlich in der englischen Zeitschrift „Biometrika" publizieren. Hauptvertreter sind Galton und Pearson in England, Duncker, Heincke und Ludwig in Deutschland, Davenport in Amerika.

Die Klassifikation der Variationen ist am bequemsten, wenn direkt zählbare Merkmale vorliegen, so z. B. Zähne am Panzer von Krustazeen, oder Stachelstrahlen an der Rückenflosse von Fischen (Barschen).

Naturgemäß bilden dann alle Individuen mit gleicher Anzahl eine Klasse oder Gruppe, welche als eine „Variante" (V) bezeichnet wird; die Anzahl Individuen einer Variante heißt „Frequenz" (F); die Summe der Frequenzen aller Varianten muß natürlich die Anzahl (N) der untersuchten Individuen ausmachen:

$$\Sigma(F) = N.$$

Es ergibt sich der arithmetische Mittelwert (M), indem man die Summe sämtlicher Varianten aller Gruppen bildet, und durch die Anzahl der Individuen dividiert:

$$M = \frac{\Sigma(V)}{N};$$

die Summe der Varianten wird gebildet, indem man jede abweichende Variante ($V_1, V_2 \ldots V_n$) mit der ihr zugehörigen Frequenz ($F_1, F_2 \ldots F_n$) multipliziert und alle Produkte addiert.

Veranschaulichen wir uns die Variationen durch eine Kurve, so haben wir die Gruppen als Abschnitte der Abszissenachse aufzutragen und über jeder abweichenden Variante die zugehörige Frequenz aufzutragen. Im allgemeinen werden nur eine bestimmte Anzahl Gruppen vorkommen können, die eine bestimmte „Variationsbreite" („range") umfassen.

Jene Gruppe der Variationen, die die größte Frequenz aufweist, heißt die „Mode"; sie gibt sich in der Kurve als höchster Gipfel kund.

Eine Variationskurve braucht jedoch nicht eingipfelig zu sein, sondern kann mehrere, auch gleichhohe Gipfel enthalten.

Haben wir es nicht mit direkt zählbaren „meristischen" Charakteren der Varianten zu tun, so müssen wir an Stelle der Einheit der natürlichen Zahlenreihe eine bestimmte Maßeinheit, also z. B. 1 mm, 1 mg usf. setzen und die Gruppen willkürlich abtrennen, indem wir etwa alle Bruchteile von mm vernachlässigen, also alle Maße von 0—1 mm zur ersten Gruppe usf. stellen. Wir haben dann eine willkürliche Zahl eingeführt, die als konstante Differenz zwischen einem Gruppenmaße und dem nächsten festgesetzt wurde, die Varianteneinheit (u).

Eine Variationskurve kann entweder symmetrisch oder asymmetrisch sein. Wenn eine eingipfelige Variationskurve symmetrisch ist, so fällt die „Mode" auf den Mittelwert, und die Frequenzen nehmen nach rechts und links von derselben mit gleicher Anzahl Varianteneinheiten in gleicher Weise ab.

Solche Kurven werden zustande kommen können, wenn auf eine bestimmte Erscheinung eine Anzahl einander entgegengesetzte Kräfte einwirken, die nach dem Zufalle mit gleicher Wahrscheinlichkeit verteilt sind: bald wirken alle in einer, bald alle in der anderen Richtung, das ergibt die stärkst von der Mode abweichenden Fälle; viel häufiger werden mehrere in einer, einige in anderer Richtung wirksam sein, am häufigsten fast die Hälfte in einer, die andere in anderer Richtung wirken: was die größte Frequenz des Mittelwertes ausmacht.

Eine solche Kurve hat meist einen ebensolchen Verlauf wie die Gaußsche „Fehler"-kurve, die jene zufälligen Beobachtungsfehler behandelt, welche bei physikalischen Experimenten vorkommen.

Wirken auf eine Erscheinung entgegengesetzte Kräfte, von denen jedoch die Wahrscheinlichkeit des Eintretens verschieden ist, so werden asymmetrische Kurven entstehen, welche nach einer Seite steiler abfallen, nämlich jener, für die die Wahrscheinlichkeit des Einwirkens der betreffenden Kraft geringer ist.

Die vorkommenden für verschiedenartige Charaktere und Organismenarten gefundenen Kurven stimmen in der Regel ziemlich gut mit den Wahrscheinlichkeitskurven überein. Während symmetrische Variationsfluktuationen sich schon durch die gleichmäßige Einwirkung aller vorhandenen Faktoren einer konstanten Umgebung erklären, muß für asymmetrische Kurven ein besonderer Faktor für jenen Ast der Kurve, der weniger steil abfällt, gesucht werden.

Als Beispiel führe ich die von Duncker mitgeteilte Kurve für die Stacheln der Rückenflosse vom Kaulbarsch (Acerina cernua) an. Die Mode ist 14, die Kurve fällt links nach 12 als Nullpunkt, erreicht rechts aber nicht bei 16, sondern erst bei 17 den Nullpunkt.

Das Mittel ist dementsprechend etwas nach rechts verschoben. Obzwar nun Duncker hierauf keinen Wert legt und die Kurve als symsymmetrische Normalkurve betrachtet, so hat, nach den Bastardierungsversuchen von Kammerer zu schließen, die größere rechtsseitige Variationsbreite die Bedeutung, daß einige Bastarde zwischen Kaulbarsch und Flußbarsch (der eine durchschnittlich größere Stachelzahl hat als der Kaulbarsch) mit aufgenommen worden sind und die Kurve daher als eine „komplexe Kurve" aufzufassen ist: eine Komponente sollte völlig symmetrisch sein und die Variationsbreite des reinen Kaulbarsches umfassen, die zweite die nach rechts verschobene des Bastardes: es resultiert die ungleich abfallende Kurve mit dem schmalen Ausläufer 16—17, wo bloß die Bastarde mitspielen; es könnte daraus die vermutliche Anzahl solcher berechnet werden.

Da an ein und demselben Individuum viele meßbare Merkmale sich finden, aber nicht alle die gleiche Variationsbreite aufzuweisen brau-

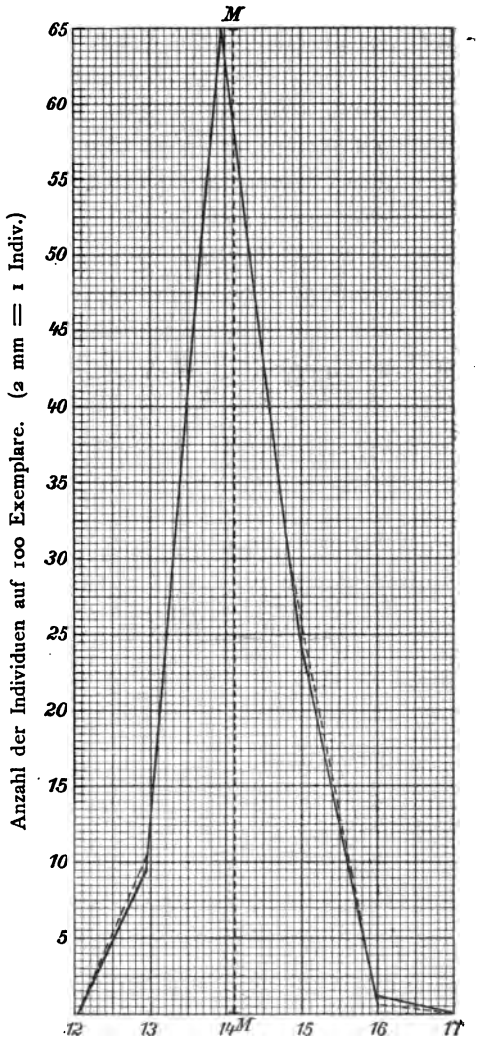


Fig. 5.

Prozentuarisches Variationspolygon der Stachelzahl der Rückenflosse bei 1900 Individuen von Acerina cernua L. Duncker (1891 u. 1899, 117).

chen, so ergibt sich in jedem besonderen Falle noch die Frage, in welcher Beziehung die Variationen der einzelnen Merkmale zueinander stehen, die sog. Korrelation.

Stellt sich heraus, daß zwei Merkmale stets miteinander zu- oder abnehmen, so bezeichnet man die Korrelation als eine hohe direkte (= 1 gerechnet); nimmt die Größe eines Merkmales zu, wenn die eines anderen abnimmt, so spricht man von inverser Korrelation. Besteht keine Regelmäßigkeit in der Zuordnung, so ist die Korrelation = 0, und man spricht von „unabhängigen" Variationen.

Bei unabhängiger Variation werden sich die einzelnen Varianten einfach nach der Wahrscheinlichkeit kombinieren; die Häufigkeit einer bestimmten Variantenkombination unter Kombinationen von c Merkmalen bei N Individuen beträgt

$$\frac{F_1 . F_2 \ldots\ldots F_{c-1} . F_c}{N^{c-1}}.$$

Sondert man alle Individuen, welche in irgend einem der c Merkmale eine bestimmte Einzelvariante aufweisen; und untersucht, in welcher relativen Häufigkeit die Einzelvarianten der übrigen c—1 Merkmale in dieser Gruppe vorkommen, so muß man stets dieselbe Kurve wie für jede andere solche Gruppe oder die Gesamtheit der Individuen erhalten, falls völlige Unabhängigkeit besteht.

Einen hohen Grad von Korrelation weisen meist bei bilateralen Organismen die analogen Gebilde der beiden Körperseiten, also z. B. rechtes und linkes Bein auf.

Wo Asymmetrie vorhanden ist, tritt öfters inverse Korrelation hohen Grades auf: so bei den Schollen und bei der männlichen Winkerkrabbe (Gelasimus). (Vergl. Duncker 1899, 581.)

Wenn wir die Variation größerer und kleinerer Individuen einer Art bezüglich bestimmter, nicht die Gesamtlänge oder das Gesamtvolum oder Gesamtgewicht oder ein im Leben unveränderliches meristisches Merkmal (5 Zehen eines Fußes z. B.) betreffende Charaktere vergleichen wollen, so werden wir vergleichbare Zahlen erhalten, wenn wir jede Variante oder was bequemer ist, jede Summe der in einer Variantengruppe vorhandenen Varianten durch die Verhältniszahlen der Gesamtlängen (oder Größen etc.) dividieren. Der Verlauf der

Kurve muß übrigens bei verschiedenen Individualgrößen derselbe sein, falls nicht innerhalb des Individuallebens Veränderungen der Proportionen bestimmter Richtung auftreten.

Mit dieser Einschränkung ergibt sich, daß bei Einwirken einer Selektion, welche auf die kleineren, jüngeren Organismen einwirkt, eine Verschmälerung der Variationsbreite erreicht wird, falls die in der gerade vorhandenen „Mode" gegebenen Größen die beste Anpassung an die gerade vorhandenen Lebensumstände besitzen. Es werden dann also die Varianten größter Abweichung vom Mittel nach beiden Richtungen dezimiert und die Art konstant erhalten werden.

Hiefür liegen die Angaben von Crampton an dem Schmetterling Philosamia cynthia, und von Weldon an der Schnecke Clausilia vor.

Werden nicht verschiedengroße Individuen gleichzeitig, sondern gleichgroße zu aufeinanderfolgenden Zeiten untersucht, so kann sich ebenfalls eine solche Wirksamkeit der destruktiven Selektion nachweisen lassen,

So fand Bumpus, daß die nach einem Sturme tot aufgefundenen Sperlinge die abweichendsten Varianten in der größten Frequenz enthielten.

Thompson und Weldon untersuchten in mehrjährigem Zwischenraume die Frontalbreite, d. i. die Entfernung zwischen dem ersten Dorne der beiderseitigen Seitenränder des Kopfbrustschildes der Strandkrabbe (Portunus).

Es zeigte sich, daß (in allen Größengruppen) eine durchschnittlich größere Frontalbreite bei den früher gesammelten Krabben zu konstatieren war. Weldon schob dies auf die durch Eindringen von feinem Ton in den Hafen von Plymouth, wo die Kraben gesammelt worden waren, geübte Selektion, die nur die Tiere mit schmälerer Frontalbreite bestehen ließ. Er konnte durch Versuche mit aufgewirbeltem Ton nachweisen, daß tatsächlich hiedurch der Durchschnitt der Frontalbreite bei den überlebenden Tieren im Verhältnis zu allen verwendeten gesunken war.

Hier scheint also in mathematischer Schärfe die Frage nach der Entstehung der Arten durch Selektion nachweisbar zu sein. Allein hier erheben sich noch eine Reihe von Erwägungen, welche dieselbe komplizieren.

Zunächst fragen wir uns, — wie der verschobene Mittelwert bei der Vererbung wirken wird?

Unter der Voraussetzung, daß die ursprüngliche Variationskurve symmetrisch war, wäre bei der nächsten Generation durch Vermischung aller möglichen Varianten in den gegebenen Frequenzen der Mittelwert unverändert geblieben, falls die äußeren Faktoren unverändert geblieben wären.

Es seien die Varianten

$$\overset{o}{V}_{M-3}\ \overset{F-y}{V}_{M-2}\ \overset{F-x}{V}_{M-1}\ \overset{F}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F-y}{V}_{M+2}\ \overset{o}{V}_{M+3}$$

diejenigen des ursprünglichen Mittelwertes M, so hätten wir für die Nachkommen wieder

$$\overset{o}{V}_{M-3}\ \overset{F-y}{V}_{M-2}\ \overset{F-x}{V}_{M-1}\ \overset{F}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F-y}{V}_{M+2}\ \overset{o}{V}_{M+3}.$$

Ist hingegen V_{M-2} und V_{M-1} eliminiert worden, so hatte die geschlechtsreife Elterngeneration

$$\overset{o}{V}_{M-1}\ \overset{F}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F-y}{V}_{M+2}\ \overset{o}{V}_{M+3},$$

oder noch wahrscheinlicher, da nicht genau bei V_{M-1} die Sterblichkeit aufhören dürfte

$$\overset{o}{V}_{M-1}\ \overset{F-z}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F-y}{V}_{M+2}\ \overset{o}{V}_{M+3};$$

nehmen wir an, daß das neue Mittel mit der Mode wieder zusammenfällt (also $z = y$ wird), so wird die nächste Generation um V_{M+1} als Mittel variieren, jedoch ist kein Grund dafür vorhanden, daß die Variationsbreite über V_{M+3} hinausgeht, wir erhalten also nur eine verschmälerte Variationsbasis; sobald der eliminierende Faktor wegfällt, wird die Variation wieder allmählich nach V_{M-1} und V_{M-2} übergreifen und das Mittel nach V_{M} zurückverschieben.

Eine weitere Verschiebung des Mittels wird weder bei der ersten, noch bei einer der nächsten Generationen entstehen können, falls der äußere Faktor konstant bleibt und seine Wirkung nur in

Elimination besteht. Denn an und für sich kann die ursprüngliche Variationsbreite nicht durch Selektion weiter gesteckt werden. Nehmen wir zwei beliebige Eltern, welche den günstigsten Fall für die Verschiebung repräsentieren, nämlich beide der Variante V_{M+2} angehören; sie ergeben reife Keimzellen, die bei der Reduktionsteilung $\frac{V_{M+2}}{2}$ darstellen und sich vereinigend $\frac{V_{M+2}}{2} + \frac{V_{M+2}}{2} =$ 1 V_{M+2} ergeben, aber niemals V_{M+3}!

Trotzdem dürften die Weldonschen Untersuchungen wertvoll sein für den Nachweis der Artveränderlichkeit; es ist eben die Annahme, daß die Verschiebung des Mittels durch eine Generationen wirkende reine Personal-Selektion zustande gekommen war, unrichtig. Es hat sich nämlich gezeigt, daß die Krabben-Individuen eine gewisse Anpassungsfähigkeit an den gewirbelten Ton zeigen, indem einige früher breitere bei der nächsten Häutung zu schmäleren wurden und auf diese Art eine direkte Anpassung neben der Selektion eine Rolle spielt; dies geht nicht nur aus Weldons eigenen Angaben, sondern auch daraus hervor, daß die beobachtete Verschiebung des Mittels in den verschiedenen Jahren nicht auf Vererbung beruhen kann, weil der Zeitintervall für das Heranwachsen einer neuen Generation zu kurz war.

Wenn nun aber eine direkte Anpassung möglich ist, dann kann sich die Reihe

$$\overset{o}{V}_{M-3}\ \overset{F-y}{V}_{M-2}\ \overset{F-x}{V}_{M-1}\ \overset{F}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F-y}{V}_{M+2}\ \overset{o}{V}_{M+3}$$

bereits ohne Selektion zur Reihe

$$\overset{o}{V}_{M-2}\ \overset{F-y}{V}_{M-1}\ \overset{F-x}{V}_{M}\ \overset{F}{V}_{M+1}\ \overset{F-x}{V}_{M+2}\ \overset{F-y}{V}_{M+3}\ \overset{o}{V}_{M+4}$$

verschieben, wenn jedes Individuum von V_M auf V_{M+1} sich anzupassen vermag.

Wird jetzt durch destruktive Selektion noch V_{M-1} getötet, und ein gewisser Prozentsatz von V_M, so daß die Gruppe $\overset{F-y}{V}_{M}$ auf $\overset{F-z}{V}_{M}$ sinkt, wobei aber, falls der Prozentsatz gering wird, z fast gleich y bleibt, so erhalten wir die verschobene (symmetrische) Reihe

$$\overset{o}{V}_{M-2}\ \overset{F-y}{V}_{M-1}\ \overset{F-x}{V}_{M}\ \overset{F}{V}_{M+1}\ \overset{F-x}{V}_{M+2}\ \overset{F-y}{V}_{M+3}\ \overset{o}{V}_{M+4};$$

die Nachkommen dieser Reihe werden bei gleichbleibenden äußeren Faktoren, obzwar sie ebenso wie bei der reinen Destruktionsreihe um V_{M+1} als Mittel variieren, dennoch wieder das Mittel vorschieben können, da sie abermals die Anpassung V_M auf V_{M+1} ausführen können und daher

$$\overset{o}{V}_{M-2}\ \overset{o}{V}_{M-1}\ \overset{F-y}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F}{V}_{M+2}\ \overset{F-x}{V}_{M+3}\ \overset{F-y}{V}_{M+4}\ \overset{o}{V}_{M+5}$$

ergeben, dabei muß aber vorausgesetzt werden, daß die erworbene Karapaxanpassung vererbungsfähig ist, denn sonst fangen die Nachkommen der Gruppe V_{M+3} wieder mit V_{M+2} an und können über das Ende der ursprünglichen Variationsbreite ebensowenig hinweggreifen, wie die der reinen Selektionsreihe. Glücklicherweise ist ja heute durch die experimentelle Methode die Fixierung erworbener Anpassungen festgestellt (namentlich durch Schröder und Kammerer) und daher die Grundlage für die Anwendung der statistischen Methoden auch auf diesem Gebiete gesichert.

IX.

Psychophysik und Rhythmus.

Haben wir bisher die Anwendbarkeit der Mathematik auf alle physischen Phänomene, welche die Biologen beschäftigen, darzustellen gesucht und ist es, wie ich hoffe, gelungen, manchen aussichtsreichen Weg zu weisen, so dürfen wir jetzt nicht davor zurückschrecken, auch die psychischen Phänomene in den Bereich unserer Betrachtungen zu ziehen.

Erinnern wir uns zunächst daran, daß die Verschiedenheit zwischen den körperlichen und geistigen Dingen verschwindet, sobald wir daran festhalten, daß alle Erscheinungen schließlich doch nur in unseren eigenen Empfindungen darstellbar sind (Machs Analyse). Wenn wir also Maße für körperliche Längen und Gewichte aufstellen, so messen wir eigentlich mit Empfindungen und wenn wir Versuche abändern, um dann den Grad Übereinstimmung zwischen den berechneten und den gefundenen Werten festzustellen, so heißt dies nichts anderes, als daß wir uns den Eintritt gleicher Empfindungskomplexe durch verschiedene geistige Operationen verschafft haben, wie etwa eine Probe auf ein Rechenexempel mit einer anderen Rechnungsart (etwa Quadrieren statt Multiplikation mit sich selbst) gewonnen wird.

Selbst wenn wir übrigens an einem „Ding an sich", einer Körperwelt außerhalb unserer Sinne festhalten, sind jedenfalls die mathematischen Begriffe und Methoden geistige Prozesse, die quantitative Schlüsse darstellen.

Erst wenn wir unsere Empfindungswelt in die beiden Reiche der Wahrnehmungen und Vorstellungen zerlegen, stellt es sich heraus, daß die Anwendung quantitativer Maße zunächst nur den Wahrnehmungen zukommt.

Freilich lassen sich scharfe Unterschiede zwischen Wahrnehmungen und Vorstellungen nicht geben; die ersteren pflegen durch ihre größere Konstanz, Deutlichkeit und Stärke ausgezeichnet zu sein, doch können bekanntlich auch Vorstellungen im Zustande der Halluzinationen und Illusionen diese Charaktere annehmen. Während sich die Physik mit der aus gewissen konstanten Verhältnissen unserer Wahrnehmungen gefolgerten Erscheinungswelt ohne Rücksicht auf das wahrnehmende Subjekt beschäftigt, die Physiologie die hieraus gewonnenen Erkenntnisse auf die besonderen Verhältnisse der Organismen anwendet, ist es die Aufgabe der von Weber angebahnten und von Fechner begründeten „Psychophysik" jenen Beziehungen nachzugehen, die sich zwischen den durch die Physik gewonnenen objektiven Maßverhältnissen und den direkt vom Subjekte angebbaren Wahrnehmungs- (oder auch Vorstellungs-)Verhältnissen auffinden lassen.

Es ist das Verdienst von Theodor Fechner, die hiefür anwendbaren Maßmethoden scharf formuliert und in bezug auf eine Gesetzmäßigkeit („das Weber-Fechnersche Gesetz") verschiedene Sinnesgebiete vergleichend untersucht zu haben.

Das Webersche Gesetz besagt, daß gleiche relative Reizzuwüchse gleichen Empfindungszuwüchsen entsprechen, d. h. die Unterschiedsempfindlichkeit nimmt mit steigender Intensität des (physikalischen) Reizes in der Weise ab, daß bei dem doppelten Reize ein eben merklicher Empfindungszuwachs erst bei einer weiteren Reizsteigerung bemerkt wird, die das Doppelte derjenigen ausmacht, die beim einfachen Reize einen eben merklichen Empfindungszuwachs erzeugt hätte. In einer Kurve dargestellt, bei welcher auf der Abszisse die physikalisch gemessenen Reize aufgetragen werden und die notwendige weitere Reizsteigerung zu eben merklicher Empfindungsunterscheidung als Ordinaten erhalten wir den Ausdruck

für die Proportionalität von Reizgröße und Unterschiedempfindlichkeit als ansteigende Gerade.

Wenn wir hingegen als Ordinaten die zu den Reizen gehörigen Empfindungsintensitäten zuordnen (Fig. 6), so ergeben sie die logarithmische Kurve, d. h. jede Ordinate stellt den Logarithmus zu

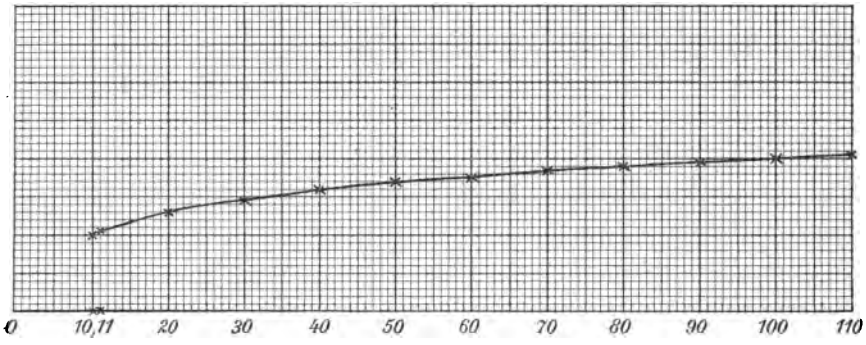


Fig. 6.

Logarithmische Kurve. Abscisse: Reizweite (1 mm = 1 angenommen); Ordinaten Empfindungsintensitäten (1 cm = 1 angenommen).

den zugehörigen Abszissenabschnitten als Zahlen (Numerus) dar, da die Logarithmen die Eigenschaft haben, nicht um gleichviel zu wachsen, wenn die Zahlen (Numerus) um gleich viel wachsen, sondern wenn dieselben um einen gleichen Verhältnisteil wachsen:

So ist für die Zahl	Logarithmus
10	1,000000
11	1,0413927
100	2,000000
110	2,0413927
1000	3,000000
1100	3,0413927

also immer für $\frac{1}{10}$ Zuwachs der Zahl eine gleiche Zunahme 0,0413927 des Logarithmus gegeben.

Bezeichnet man den Reiz mit β, den kleinen Reizzuwachs mit $d\beta$, so ist der relative Reizzuwachs $\frac{d\beta}{\beta}$. Die Empfindung, welche vom Reize β abhängt, heiße γ, der kleine Zuwachs der Empfindung, welcher bei Wachstum des Reizes um $d\beta$ entsteht, heiße $d\gamma$, so ist die Formel für das Webersche Gesetz

$$d\gamma = k \cdot \frac{d\beta}{\beta} \text{ und}$$

$$\gamma = \log \beta.$$

Diese Formel gilt jedoch bloß, wenn wir annehmen, daß sogleich mit dem Einsetzen eines Reizes auch eine Empfindung auftritt, was bekanntlich nicht immer der Fall ist, da erst ein gewisser Schwellenwert erreicht sein muß, ehe überhaupt eine Empfindung ausgelöst wird. [Die erweiterte Maßformel Fechners lautet $\gamma = k (\log \beta - \log b)$, wo b den Schwellenwert bedeutet, und ist durch Integration gewonnen.]

Als Maßmethoden der Unterschiedsempfindlichkeit führt Fechner an:

1. die Methode der eben merklichen Unterschiede,

2. die Methode der richtigen und falschen Fälle, welche auf der statistischen Behandlung nicht mehr sicher merklicher Unterschiede beruht, und

3. die Methode der mittleren Fehler, welche bei Versuchen einem konstant gehaltenen Reize einen zweiten gleich zu machen, begangen werden. Die Größe dieses mittleren Fehlers wird der Unterschiedsempfindlichkeit reziprok zu setzen sein, da je größer die Empfindlichkeit, umso geringer die Fehler sein werden.

Obzwar wiederholt Einwände gegen die Gültigkeit des Weber-Fechnerschen Gesetzes erhoben wurden, so scheint es doch bisher die beste Annäherung an die beobachteten Tatsachen zu bieten, und es sind anch nur wenige neue psychophische Maßmethoden hinzugekommen.

Lipps weißt darauf hin, daß die von Plateau 1872 gemachte Erfahrung der unmittelbar gegebenen Wahrnehmungen als Mitte

zwischen zwei anderen: also z. B. eines Grau als Mitte zwischen einem Weiß und einem Schwarz zu einer direkten „Methode der mittleren Abstufungen" führen könnte, wenn nicht die Fehler bei der Abschätzung der zwischen zwei Empfindungen liegenden Abstufungen noch viel größer wären, als bei den anderen erwähnten Methoden. Die Beziehungen, welche Empfindungen zu einander zeigen, ohne daß physikalische Momente herangezogen werden, würden die Aufgabe einer reinen quantitativen Psychologie bilden. Hier liegen leider bloß kurze und fragmentarische Versuche vor, denen die experimentelle Bestätigung noch fehlt.

Preyer ging von dem Gedanken aus, daß jede sinnliche Wahrnehmung, wie immer sie beschaffen sei, in erster Linie das Zusammentreffen der drei unabhängigen Faktoren: Empfindung, Zeit und Raum erfordere.

Ebenso wie in der Geometrie von der Zeit, in der Algebra vom Raume abstrahiert werde, so könne in der Psychologie von Raum und Zeit abstrahiert werden, wodurch reine Empfindungslehre begründet werden könne.

Um zu quantitativer Darstellung der Verhältnisse von Empfindungen zu gelangen, kann an die von Plateau angeregte Methode angeknüpft werden. Wir werden z. B. Schwarz und Weiß als einander entgegengesetzte Größen durch $+n$ und $-n$ bezeichnen können, wenn sie gleich weit von einem Mittelwerte abstehen, der selbst weder als mehr weiß, noch als mehr schwarz, sondern als neutrales „Grau" erscheint. Die Größe von n kann von einer eben merklichen Unterscheidungsgröße $+dn$ und $-dn$ bis zur größtmöglichsten Intensität (tiefschwarz und blendendweiß) ansteigen $+ \max . n$ und $- \max . n$, ohne daß die Beziehung

$$+n + (-n) = o$$

gestört würde. Ganz ähnliche Verhältnisse weisen die Komplementärfarbenpaare Grün-Rot und Blau-Gelb auf, ebenso Komplementärerscheinungen anderer Sinnesgebiete. Es ist also eine Inkonsequenz, wenn Preyer annimmt, daß Schwarz als Herabsetzung der Intensität einer Gesichtsempfindung anzusehen sei; er trägt nämlich eine

physikalische Prozedur, das Herabdrehen des Lichtes als Intensitätsherabsetzung der Empfindung hinein, während die Intensität der Empfindung Schwarz offenbar mit Herabdrehen des Lichtes steigen kann. Physiologisch verständlich gemacht hat uns diese Zuordnung Hering durch seine Lichtsinntheorie, nach welcher Schwarz als ein zum Bewußtsein gelangender Assimilations- oder Regenerationsprozeß, der durch die Lichtempfindung (also subjektiv: z. B. weiß) zerstörten oder dissimilierten Augensehstoffe aufzufassen sind.

Ohne Kenntnis der Preyerschen Arbeit hat Walter Przibram den Versuch einer Darstellung der Empfindungen unternommen, in welcher konsequent der rein psychologische Standpunkt festgehalten und für jede mögliche Empfindung ein mathematischer Ausdruck aufgestellt wird; und zwar sollten die Verhältnisse der Zahlen derart für jede bestimmte spezielle Empfindung zugewiesen werden, daß ihre Addition dem tatsächlichen Ergebnis der Koinzidenz zweier Empfindungen entsprochen hätte. (An der Ausführung der notwendigen Versuche ist der Autor durch den Tod gehindert worden.) Die reine Empfindungslehre bleibt auf den Menschen beschränkt und der Biologe wird daher im allgemeinen wenig Gelegenheit haben, sich mit derselben zu befassen. Es mögen daher die gegebenen Andeutungen genügen, um die Möglichkeit Mathematik auch hier anzuwenden, darzutun.

Wenden wir uns wieder zur Psychophysik, so kann dieselbe auch auf die anderen Tiere angewendet werden, da auch Unterschiedsreaktionen (z. B. bei Beschattung an Seeigeln) neben den gewöhnlichen Taxis- und Tropismusbewegungen vorkommen, deren Unterschiedsempfindlichkeit bestimmt werden könnte, ob dieselbe etwa dem Weber-Fechnerschen Gesetze entspricht. Nach Pfeffer und Massart entsprechen die Abhängigkeiten der Topismen vom Licht tatsächlich diesem Gesetze (vergl. Rádl). Ungelöst erscheint noch die Frage, ob die psychischen Erscheinungen als Äußerungen einer den bekannten physikalischen Energien vergleichbaren Energieart aufgefaßt werden können.

Fechner wies darauf hin, daß wenn die Kraft des Denkens gesteigert werden soll, andere körperliche Tätigkeiten herabgemindert

werden und schloß daraus auf eine Abhängigkeit von Spiel und Verbrauch der lebendigen Kraft in Psyche und Körper. Genauer besehen läßt sich jedoch sagen, daß überhaupt bloß ein bestimmtes Maximum einer psychischen Leistung in einem gegebenen Zeitintervalle ausgegeben werden kann; soll an einem Orte dessen Wirkung gesteigert werden, so wird sie an einem anderen dafür geringer, wir haben also eine Art Erhaltung psychischer Quantität vor uns, aber die Beziehung zu den physischen Energien bleibt ausgeschaltet, denn wenn z. B. durch einen Willensakt eine Handbewegung ausgeführt wird, so mag ja der psychische Impuls bloß als Auslösung wirken und die lebendige Kraft des Armes steht dann durchaus nicht in einem Äquivalenzverhältnisse zum psychischen Akte, sondern kann hauptsächlich durch die vorhandene potentielle Energie im Muskel bestimmt sein, worauf ja die Erscheinungen der Ermüdung und Erholung hinweisen.

Ebenso wie im Auge verhalten sich nach Hering Dissimilation und Assimilation als Gegenprozesse; wird die Spannkraft eines Muskels durch einen Nervenimpuls in lebendige Kraft umgesetzt, so erfolgt dabei eine Dissimilation der lebendigen Substanz und es wird endlich ein Zustand der Erschöpfung erreicht, in welchem die Spannkraft = o wird, falls nicht inzwischen durch den Assimilationsprozeß genügend neue Substanz regeneriert wurde, die neue Spannkraft enthält.

Wenn ebensoviel assimiliert, wie dissimiliert wird, so wird der Vorrat an Spannkraft konstant bleiben.

Da die Nerven, an welche wir alle psychischen Erscheinungen höheren (oder überhaupt deutlichen) Grades geknüpft sehen, einem ähnlichen Stoffwechsel wie die übrigen Körperorgane ausgesetzt sein dürften, so könnte die von Fechner hervorgehobene Grenze für psychische Leistung auf die Regeneration einer bestimmten Nervensubstanz, die eine bestimmte psychische Menge in der Zeiteinheit liefern kann, wohl zurückgeführt werden; steigt an einem Punkte der Bedarf infolge stärkeren Verbrauches, so wird er automatisch von anderen Punkten zuströmen und ein Sinken der Intensität der

psychischen Leistungen an diesen Orten mit sich bringen; wir werden daher möglicherweise an ein psychisches Gleichgewicht denken können.

Die scheinbare Mehrdeutigkeit psychischer Prozesse steht den „Chance"-Fällen der Form, z. B. der Asymmetrie, zur Seite. Ja, es hat sich die Frage erhoben, ob die Auswahl zwischen zwei asymmetrisch entgegengesetzten, sonst aber völlig übereinstimmenden Formen ohne eine auswählende Intelligenz möglich sei, wenn die Wahrscheinlichkeit für die Entstehung solcher „enantiomorpher" Körper von vorneherein gleich groß ist.

Das Verhalten gewisser Spaltpilze, welche bloß linksdrehende, nicht aber die analogen rechtsdrehenden Zuckerarten zersetzen und daher die letzteren übrig lassen, spricht jedoch für eine solche Möglichkeit. Freilich frägt es sich dann erst recht, wie solche Spaltpilze entstehen konnten.

Zum Schlusse mögen noch einige Veröffentlichungen nicht unerwähnt bleiben, welche sich auf die Rhythmik des Lebensgeschehens beziehen; so verschiedenartig die Ausgangspunkte und Denkarten von Haeckel, Hatschek, Swoboda, Fliess, Semon und V. Goldschmidt sind, so ist doch allen der Gedanke einer mathematischen bestimmten Wiederkehr bestimmter Zustände gemeinsam. Haeckel sucht durch eine mechanische, Hatschek durch eine chemische Hypothese dem Vererbungsrhythmus näher zu treten, während Swoboda und Fliess die periodischen Erscheinungen im Geistesleben des Individuums und der mit einander verknüpften Generationen mathematisch zu verfolgen suchen, freilich ohne experimentelles Verfahren einzuschlagen, das sich etwa an Zuntz' Arbeit anschließen könnte. Semon sucht in Weiterverfolgung eines Gedankens von Hering die Übereinstimmung zwischen der Wiederkehr von Gedanken (Associationen) und Erbteilen (erworbene Eigenschaften) an der Hand der Analyse verschiedener Experimente präzise zu formulieren, während V. Goldschmidt den kühnen Versuch macht, eine gemeinsame Harmonie und Komplikation der Zahlen im gesamten Weltall zu statuieren.

Mag auch vieles, was sich im Kleide exakter Darstellung präsentiert, später durch Vervollkommnung der Experimentalmethode einer ganz anderen mathematischen Formulierung Platz machen, so können wir doch jetzt schon aus den Ergebnissen der bisherigen Versuche die Überzeugung schöpfen, daß, wie überall in der Natur, so auch bei den biologischen Problemen, um mit Haacke zu sprechen: „Stets Maß und Zahl den Strom des Seins beherrschen!“

Literaturverzeichnis.

Abegg, R., Der Temperatureinfluß auf die Entwickelungsgeschwindigkeit animalischen Lebens. Zeitschr. f. Elektrotechnik. XI. 528. 8. VIII. 1905.

– Noch ein Beitrag zum Temperatureinfluß auf Lebensprozesse. Ebenda. 823. 17. XI. 1905.

Aubert, H., Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäureausscheidung und die Lebensfähigkeit der Frösche. Pflügers Archiv XXVI. 293–322. 1881.

Bateson, W., Reports of the Evolution Committee of the Royal Society. I. 1901. II. 1905. III. 1906.

– Progressus Rei Botanicae. I. The Progress of Genetics since the rediscovery of Mendels papers. 368—418. 1906.

Bethe, A., Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffmangels auf die Reflexerregbarkeit. Festschrift für Rosenthal.

Biometrika, a Journal for the Statistical Study of Biological problems. Herausgegeben von Galton, Weldon, Pearson, Davenport. Seit Oktober 1901. (Bisher 5 Bde.)

Bokorny, Th., Nochmals über die Wirkung stark verdünnter Lösungen auf lebende Zellen. Pflügers Archiv. CX. 174. 1905.

— Quantitative Wirkung der Gifte. Ebenda. CXI. 341. 1906.

Brunner, E., Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Zeitschr. f. physik. Chemie. XLVII. 56—102. 1904.

Bumpus, H. C., The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow. Biol. Lectures woods Holl 1896/97. 209—226. 1898.

Cattaneo, G., I metodi somatometrici in zoologia. Rivista di biologia generale. Aprile-Maggio 1901.

Claus, K., Lehrbuch der Zoologie. Marburg 1891.

Clausen, H., Beiträge zur Kenntnis der Atmung der Gewächse und des pflanzlichen Stoffwechsels. Landwirtschaftl. Jahrbücher. XIX. 892. 1890.

Conference of Genetics, Report of the, Royal Horticultural Society, London. 1906.

Conklin, E. G., Cell-size and Body-size. Report of Americ. Morpholog. Society. Science, III. 10. I. 1896.

Cuénot, L., La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Archives de zoologie expér. et gén. Notes et Revue. (1) 1902. (2) 1903. (3) 1904. (4) 1905.

Daffner, F., Das Wachstum des Menschen. Leipzig, Engelmann. 1897.

Davenport, Ch. B., Experimental Morphology. New York, Macmillan Co. I. 1897. II. 1899.

— The aims of the Quantitative Study of Variation. Biol. Lectures Woods Holl for 1899. 1900.

— On the Variation of the Shell of Pecten irradians Lamarck, from Long-Island. American Naturalist. XXXIV. Nr. 407. 1900.

— On the Variation of the Statoblasts of Pectinatella magnifica from Lake Michigan, at Chicago. American Naturalist. XXXIV. Nr. 408. 1900.

— A History of the Development of the Quantitative Study of Variation. Science. (N. S.) XII. Nr. 310. 864—870. 7. XII. 1900.

— The Statistical Study of Evolution. Popular Science Monthly. September 1901.

— Mendels law of dichotomy in Hybrids. Biol. Bull. II. Nr. 6. 1901.

— Quantitative Studies in the Evolution of Pecten. III. Proc. Amer. Acad. Arts a Sciences. XXXIX. Nr. 6. Nov. 1903.

— Studies in the Evolution of Pecten. IV. Journal of Exper. Zoölogy. I. Nr. 4. 1904.

— Statistical Methods. 2 Ed. New York, Wiley. 1904.

— Evolution without Mutation. Ebenda. II. Nr. 1. 1905.

— Inheritance in Poultry. Carnegie Institution. Washington. 1906.

Driesch, H., Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. VIII. 1898 und (Neue Fragen) XI. 1901.

Duncker, G., Korrelationsstudien an den Strahlzahlen einiger Flossen von Acerina ceruna. Biol. Zentralbl. XVII. 785—794. 1897.

— Die Methode der Variationsstatistik. Arch. f. Entwickelungsmechanik. VIII. 112—187. (Mit Lit., auch separat Leipzig, Engelmann.) 1899.

— Symmetrie und Asymmetrie bei bilateralen Tieren. Arch. f. Entwickelungsmechanik 533—643. (Mit Lit.) 1904.

Emmel, V., The Regeneration of Lost Parts in the Lobster. Report of Commissioners of Inland Fisheries Rhode Island. XXXV. 1905.

— The Relation of Regeneration to the Molting process in the lobster. XXXVI. 1906.

Fechner, Th., Elemente der Psychophysik. Leipzig, Breitkopf & Härtel. 2. Aufl. 1889.

Fick, A., Die Medizinische Physik. Braunschweig, Vieweg. 3. Aufl. 1885.

Fliess, W., Der Ablauf des Lebens, Grundlegung zur exakten Biologie. Leipzig u. Wien, F. Deuticke. 1906.

Führer, H. und E. Neubauer, Quantitative Bestimmung der hämolytischen Wirkung einwertiger Alkohole. Zentralbl. f. Physiologie. XX. Nr. 4. p. 117. 1906.

Gallardo, Angel, Las Matématicas y la Biologia. Annales de la Societad Scientifica Argentina. LI. Buenos Ayres. 1901.

Galton, F., Natural Inheritance, Macmillan, 1889.

— The Average contribution of each several ancestor to the total Heritage of the Offspring. Proceed. Roy. Soc. LXI. 401—413. 1897.

Goldschmidt, V., Über Harmonie und Komplikation. Berlin, Springer. 1901.

Haacke, W., Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasmas. Arch. f. Entwickelungsmechanik. XXI. 1—93. 1906.

Haeckel, E., Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebensteilchen. Berlin, Reimer. 1876.

Hatschek, B., Hypothese über das Wesen der Assimilation. Lotos, Prag. Nr. XIV. 1894.

— Hypothese der organischen Vererbung. Vortrag. 77. Versamml. Deutsch. Naturf. Meran 1904. Leipzig, Engelmann. 1905.

Hausmann, W., Über den Einfluß der Temperatur auf die Inkubationszeit und Antitoxinbildung nach Versuchen an Winterschläfern. Pflügers Archiv CXIII. 1906.

— und W. Kolmer, Über die Einwirkung kolloïdaler Gifte auf Paramaecien. Biochem. Zeitschr. von Neuberg. Berlin, III. 5. u. 6. Heft. 1907.

Helmholtz, H., Die Erhaltung der Kraft. 1847. (Gesammelte Abhandlungen. I. 12.) (Ostwalds Klassiker. Nr. 1. Leipzig, Engelmann.)

Hering, E., Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz, vorgetragen 18. II. 1888. Lotos, Prag. 35—70. 1888.

Herlitzka, A., Sullo sviluppo di embrioni da blastomeri isolati di uova di tritoni (Molge cristata). Arch. f. Entwickelungsmechanik. IV. 624—658. 1897.

Herrera, A. L., Notions générales de Biologie et de Plasmogénie comparées. Französ. Übers. von G. Renaudet. Berlin, Junk. 1906. (Enthält p. 32 einige Daten über Temperatureinfluß.)

Hertwig, O., Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwickelung von Rana fusca und Rana esculenta. Archiv f. mikr. Anatomie. LI. 1898.

Hess, W., Über mechanisch bedingte Gesetzmäßigkeit im Bau des Blutgefäßsystems. Archiv f. Entwickelungsmechanik. XVI. 632. Lit. 1903.

van't Hoff, J. H., Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie. Heft I. 223—220. Braunschweig 1898.

Kammerer, P., Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens bei Amphibienlarven von Alter, Entwickelungsstadium und spezifischer Größe. Archiv f. Entwickelungsmechanik. XIX. 140—180. 1905.

— Die angeblichen Ausnahmen von der Regenerationsfähigkeit bei den Amphibien. Zentralbl. f. Physiologie. XIX. Nr. 18. 1906.

— „Bastardierung von Flußbarsch (Perca fluviatilis L.) und Kaulbarsch (Acerina cernua L.)." Archiv f. Entwickelungsmechanik. XXIII. 4. Heft. 511—551. 1907.

Kammerer, P., Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. u. II. Archiv f. Entwickelungsmechanik. XXV. 1. u. 2. Heft. 1907.

Kanitz, A., Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlendioxyd-Assimilation. Zeitschr. f. Elektrochemie. XI. Nr. 42. 682—690. 20. X. 1905.

— Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. Biolog. Zentralbl. XXVIII. Nr. 1. 11—25. 1. I. 1907. (Literatur ferner in: Ztschr. f. Elektrochemie. 1907.)

Kant, J., Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft. 1786. (Neu herausgegeben von A. Höfler. Leipzig, Pfeffer. 1900.)

Kastle, J. H. und W. P. Kelley, Rate of Crystallization of Plastic Sulphur. Amer. Chemical Journal. XXXII. 483—503. Nov. 1904.

Konopacki, M., Über den Atmungsprozeß bei Regenwürmern. Bull. Acad. Sciences Cracovie (Krakau). Mai 1907.

Krafft, F., Über die Bedeutung des Wassers für die Bildung kolloïdaler Hohlkörper aus Seifen. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiolog. Chemie. XLVII. Heft 1. 5—14. (Geringe Erwärmung die Bewegung von Myelinformen beschleunigend. Keine Zahlen.)

Leblanc, Vortrag a. d. Versamml. deutscher Naturforscher und Ärzte. Dresden 1907.

Levi, G., Studî sulla grandezza delle cellule. 1. Ricerche comparative sulla grandezza delle cellule di Mammiferi. Archivio di Anatomia e di Embryologia. V. fasc. 2. 292—358. 1906.

Lewkojeff s. Tamann 1903.

Liharzik, F. R., La loi de la Croissance et la structure de l'homme. Viennae, 1862.

Lipps, G. F., Die psychischen Maßmethoden. „Die Wissenschaft." Heft 10. Braunschweig 1906.

Loeb, J., Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig, Barth. 1906.

— On the necessity of the presence of free Oxygen in the Hypertonic seawater for the Production of Artificial Parthenogenesis. Univ. Calif. Publications. 1906.

Ludwig, J., Bibliographien über statistische Arbeiten. In: Zeitschrift f. Mathematik und Physik.

— Beiträge zur Phytarithmetik. Biolog. Zentralbl. LXXI. 1897.

— Über Variationskurven. Ebenda LXXV. 1898.

Mach, E., Analyse der Empfindungen. 2. Aufl. Jena, Fischer. 1900.

— Erkenntnis und Irrtum. Leipzig, Barth. 1905.

Matthaei, L. C., Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. III. Philos. Transact. Roy. Soc. Ser. B. CXCVII. 47—105. 1904.

Mayer, J. Robert, Die Mechanik der Wärme. Stuttgart, Cotta. 2. Aufl. 1874.

Mendel, Gregor, Versuche über Pflanzenhyhriden. Verhandl. d. Naturforschervereins Brünn. IV. 1865. (Von Tschermak herausgegeben in Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften. Nr. 121, Leipzig, Engelmann.)

Merrifield, F., An address read before the Entomological Society of London. 17. I. 1906.

Morgan, T. H., The number of cells in Larvae from isolated Blastomeres of Amphioxus. Archiv f. Entwickelungsmechanik III. 269–294. 1896.

— The proportionate development of partial Embryos. XIII. 415—435. 1901.

Nernst, W., Theorie der Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Zeitschr. f. physik. Chemie. XLVII. 52–55. 1904.

Pallich, J. v., Verdunstung aus einem offenen kreisförmigen Becken. Sitz.-Berichte d. Wiener Akad. math.-naturw. Cl. CVI. 2a. 384–410. 1897.

Pearl, R., Variation and Correlation in the Earthworm. Michigan Academy of Science. V. Annual Report. 200–204. 1903.

— A note on the Calculation of certain probable errors. Science, N. S. vol. XXII. Nr. 572. 15. XII. 1905.

— a. F. J. Dunbar, Some results of a study of Variation in Paramaecium. VII. 77–86. 1905.

— a. A. B. Clawson, Variation and Correlation in the Crayfish. Carnegie Institution Washington. 1907.

Peter, K., Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwickelung durch erhöhte Temperatur. Arch. f. Entwickelungsmechanik. XX. 130–154. 1905.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. II. Kraftwechsel. Leipzig, Engelmann. 2. Aufl. (p. 18.) 1904.

Pflüger, W., Über Wärme und Oxydation der lebendigen Materie. Pflügers Archiv. XVIII. [355.] 247–380. 1878.

Pierson, K., Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the law of ancestral Heredity. Proceedings of Royal Society. LXII. 386–412. 1898.

— On the Law of „Reversion". LXVI. 140–164. 1900.

Plateau, Sur la formule de la loi psychophysique. Bullet. de l'acad. royale Belgique. XXXIII. 1872.

Poulton, E. B., Value of Colour a. Markings in Insects. [p. 227–263.] 1887.

Preyer, W., Elemente der reinen Empfindungslehre. (Sammlung physiologischer Abhandlungen. I. 10.) Jena, Dufft. 1877.

Przibram, H., Intra-individuelle Variabilität der Carapaxdimensionen bei brachyuren Crustaceen. Archiv f. Entwickelungsmechanik. XIII. 588–596. 1902.

— Versuche und Theorieen über Regeneration. Zentralbl. f. Physiologie. XVIII. Nr. 24. 1905.

— Quantitative Wachstumstheorie der Regeneration. XIX. Nr. 18. 1905.

— Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottesanbeterin. Archiv f. Entwickelungsmechanik. XXII. 149–206. 1906.

Przibram, W., Versuch einer Darstellung der Empfindungen. Hölder 1898. (Druckfehler Seite 7: die Exponenten der Ausdrücke für OA und OB sind miteinander vertauscht.)

Rádl, Em., Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig, Engelmann. [S. 16.] 1903.

Rauber, A., Die Regeneration der Kristalle. II. Leipzig, A. Georgi. S. 29. 1896.

Rignano, Eug., Über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Hypothese einer Zentroepigenese. Teilweise Neubearbeitung und Erweiterung der französischen Ausgabe. Leipzig, Engelmann. 1907.

Roux, Wilhelm, Der Kampf der Teile im Organismus; eine Theorie der funktionellen Anpassung. Leipzig, Engelmann. 1881.

— Über die Verzweigungen der Blutgefäße des Menschen; eine morphologische Studie. Diss. inaug. Jena 1878.

— Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. 2 Bde. Leipzig, Engelmann. 1895.

— Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik. Heft 1. Leipzig, Engelmann. 1905

— „Einleitung" zum Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von W. Roux. Bd. I. 1895.

Rysselberghe, Fr. van, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasma vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Bull. Classe sciences, Acad. de Belgique. (3) XXXIX. 173—220. 1901.

Sachs, J., Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. II. Abh. XXX—XLIII. Leipzig, Engelmann. 1893.

Semper, C., Über die Wachstumsbedingungen des Lymnaeus stegnalis. Verhandl. Würzb. Phys.-medic. Ges. N. F. IV. 1872.

Snyder, C., University of California Publications. Physiology vol. II. 1905.

Sporer, B., Niedere Analysis. Leipzig, Göschen. 1896. (Kombinationslehre und Wahrscheinlichkeitsrechnung.)

Sutton, W. S., The Chromosomes in Heredity. Biolog. Bulletin. IV. 231—248. 1903.

Swoboda, H., Die Perioden des menschlichen Organismus in ihrer psychologischen und biologischen Bedeutung. Leipzig und Wien, Deuticke. 1904.

— Studien zur Grundlegung der Psychologie. Leipzig und Wien, Deuticke. 1905.

Schiaparelli, Studio comparativo tra le forme organiche naturali e le forme geometriche pure. Milano, Hoepli. 1898.

Schröder, Chr., Über experimentell erzeugte Instinktvariationen. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 158–168. 1903.

Schulz, Hugo, Über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Stoffwechsel und Körpertemperatur bei Amphibien und Insekten. Inaug.-Diss. (Auch Pflügers Archiv XIV. 90.) 1877.

Tamann, G., Zeitschr. f. physik. Chemie. XVIII. 426. 1895.

— Kristallisieren und Schmelzen. Ein Beitrag zur Lehre der Änderungen des Aggregatzustandes. Leipzig, Barth. S. 140. 180. 1903.

Tschermak, E., Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zeitschr. f. d. landwirtsch. Versuchswesen in Österreich. (Mit früherer Literatur.) 1904.

Unbehaun, J., Versuch einer philosophischen Selektionslehre. Jena, Fischer. 1896. (Referat von Garbowski, Biol. Zentralbl. XVII. Nr. 3. 1. II. 1897.)

Volterra, Vito, Sui tentativi di applicazione delle Matematiche alle scienze biologiche e sociali. (Inaug.-Diss. Univ. Roma 1901.) Archivio di Fisiologia Firenze III, fasc. II. 175—191. Jan. 1906. (Auch französisch: Revue du Mois, I, Nr. 1. Paris, Soudier. 1906.)

De Vries, Die Mutationslehre. Leipzig, Veit & Co. 1902. 2 Bde.

Weldon, F. W. R., Address to the zool. Section of Brit. Association. Bristol. 1898.

Wesigin, siehe Tamann 1903.

Wiechert, Sitzungsberichte d. Phys.-ökonom. Gesellsch. Königsberg. S. 6. 1893.

Winterstein, H., Über die Wirkung der Wärme auf den Biotonus der Nervenzentren. Zeitschr. f. allg. Physiol. I. 129. 1902.

Zeleny, Ch., A Study of the Rate of Regeneration of the arms in the Brittle-star, Ophioglypha lacertosa. Biol. Bulletin. VI. Nr. 1. 1903.

— Compensatory Regulation. Journal Experim. Zoölogy. II. Nr. I. 1905.

— The Relation of the Degree of Injury to the Rate of Regeneration. Ebenda. Nr. 3. 1905.

Zuelzer, M, Über den Einfluß der Regeneration auf die Wachtumsgeschwindigkeit von Asellus aquaticus. Archiv f. Entw.-Mechanik. XXV. Heft 1/2. Dez. 1907.

VORTRÄGE UND AUFSÄTZE

ÜBER

ENTWICKELUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN

UNTER MITWIRKUNG VON

PROF. E. ALBRECHT, FRANKFURT A M., PROF. D. BARFURTH, ROSTOCK, PROF. E. BATAILLON, DIJON, PROF. BENEKE, MARBURG, PROF. TH. BOVERI, WÜRZBURG, PROF. H. BRAUS, HEIDELBERG, PROF. C. M. CHILD, CHICAGO, PROF. YV. DELAGE, PARIS, DR. H. DRIESCH, HEIDELBERG, PROF. A. FISCHEL, PRAG, DOC. DR. R. FUCHS, ERLANGEN, PROF. W. GEBHARDT, HALLE, PROF. E. GOLDLEWSKI JUN., KRAKAU, PROF. GR. HARRISON, NEW HAVEN, PROF. C. HERBST, HEIDELBERG, DOC. DR. AM. HERLITZKA, TURIN, DOC. DR. E. KÜSTER, HALLE, PROF. J. LOEB, BERKELEY, PROF. O. MAAS, MÜNCHEN, PROF. T. H. MORGAN, NEW YORK, DIR. DOC. DR. H. PRZIBRAM WIEN, PROF. RHUMBLER, MÜNDEN, PROF. E. SCHWALBE, ROSTOCK, PROF SPEMANN, WÜRZBURG, PROF. STRASSER, BERN, PROF. TORNIER, BERLIN PROF. EDM. WILSON, NEW YORK, UND ANDEREN.

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. WILHELM ROUX.

HEFT IV.

ÜBER UMKEHRBARE ENTWICKELUNGSPROZESSE UND IHRE BEDEUTUNG FÜR EINE THEORIE DER VERERBUNG

VON

DR. EUGEN SCHULTZ.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1908.

HEFT IV.

ÜBER

UMKEHRBARE ENTWICKELUNGSPROZESSE

UND

IHRE BEDEUTUNG FÜR EINE THEORIE DER VERERBUNG.

VON

Dr. EUGEN SCHULTZ

PRIVAT-DOZENT DER UNIVERSITÄT ST. PETERSBURG.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1908.

Alle Rechte, besonders das der Übersetzung, werden vorbehalten.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

„In der Individualität liegt das Geheimnis alles Daseins." Humboldt.

Wie so oft der Irrtum die Quelle nicht nur des Fortschrittes, sondern auch der Wahrheit ist, so war auch die Beobachtung J. Loebs, wonach die Hydranten von Campanularia sich zum Cönosark rückdifferenzieren, obgleich nach Thacher nicht richtig, so doch die erste, in welcher das Problem der Umkehrbarkeit der Lebensprozesse in Analogie mit den Prozessen der unbelebten Natur klar aufgeworfen wurde. Zwei Jahre später beobachtete Driesch die Involution des Kiemenkorbes bei Clavellina und sprach gleichfalls von der Möglichkeit einer Umkehrbarkeit der Lebensprozesse. Die letztere Beobachtung konnte ich bestätigen und sah, wie der Kiemenkorb dieser Ascidie nach Abtrennung vom Abdomen seine Kiemenöffnungen schließt, desgleichen die Ingestions- und Egestionsöffnung und so zum Stadium des Stolos zurückkehrt; klarer waren Bilder bei Planaria, die ich, und unabhängig von mir Stoppenbrink, durch Hunger zwang, ihre Kopulationsorgane rückzubilden, wobei diese Rückbildung dieselben Stadien in umgekehrter Reihenfolge durchlief, die die Organe bei der Entwickelung gegangen waren. Noch demonstrativer waren meine Resultate an Hydra, die die Tentakeln rückbildete, die Mundöffnung schloß und zu ihrem Larvenstadium der Planula zurückkehrte.

Die schon erwähnten Prozesse, welche den Organismus auf ein mehr oder weniger embryonales Stadium zurückführen, hatte ich unter dem Namen Reduktionen[1]) zusammengefaßt; auf Grundlage derselben halte ich die Umkehrbarkeit morphologischer Prozesse für bewiesen. Ein solches „Zurückgehen auf einen früheren Lebens-

zustand“ hatte schon Al. Braun als Verjüngung bezeichnet. Auch Goette benutzte diesen Begriff. Ich glaube, daß diese Erscheinung eine sehr große Bedeutung hat und weit verbreitet ist, und daß alle Fälle von Dedifferenzierung von Zellen, auch die von Roux unterschiedene Regeneration durch Umdifferenzierung, hierher gehören, daß, mit einem Worte, umgekehrte Entwickelung, Verjüngung oder Dedifferenzierung verschiedene Namen desselben Prozesses sind. Hierher ist auch zum Teil die Grawitzsche Schlummerzellentheorie zu rechnen.

Nach den Beobachtungen von Driesch und meinen eigenen hat auch Maas unlängst eine Reduktion ganzer Metazoa beschrieben. Und zwar sah er bei Kalkschwämmen infolge von Entziehung aller Kalksalze, den protoplasmatischen Teil des Körpers sich vom Skelett absondern und in kompakte Stränge zerfallen, welche runde oder ovale Körper abschnürten, die Gemmulae glichen. Maas selbst charakterisiert diese Erscheinung als Reduktion: „Man wird, sagt er, dabei an die von R. Hertwig, von E. Schultz (an Hydra) und besonders von Driesch bei Ascidien beschriebenen Involutionserscheinungen erinnert, die durch Einwirkung anormaler Einflüsse und Medien hervorgerufen werden. Die Erscheinungen können auch hier zum Teil morphologisch als ein Zurückgehen auf einen jüngeren Zustand aufgefaßt werden.“

Um eine Reduktion hervorzurufen, ließ ich Hydra und Planaria hungern. Doch hat diese Methode viele Unbequemlichkeiten, vor allem ist sie sehr langwierig und erzielt oft, wie bei Clavellina (nach Driesch), Aeolosoma, Lumbriculus, Asterias, Mytilus (nach meinen Experimenten) kein demonstratives Resultat. Die Methode der Regeneration verdient deswegen in vielen Fällen bevorzugt zu werden. Das Regenerat nährt sich von den Geweben des überlebenden Tieres, so lange die Ernährung des letzteren unterbrochen ist, und versetzt dasselbe bald in den Hungerzustand. Wirklich wissen wir schon seit den berühmten Experimenten Spallanzanis, daß ausgehungerte Tiere nicht nur regenerationsfähig sind, sondern daß auch die Schnelligkeit der Regeneration sich nicht ändert, ob das betreffende Tier sich während dieser Zeit

nährt oder nicht (Extremitäten des Salamanders). Wenn eine Kaulquappe sich nicht nährt, hört sie auf zu wachsen, büßt aber ihre Regenerationsfähigkeit nicht ein (Spallanzani).

Veränderungen im zurückgebliebenen Teile beobachteten während der Regeneration Stevens, Bardeen und Thacher. Stevens sah wie die Dotterzellen bei Planaria lugubris unterm Einflusse der Regeneration schwanden und dieser Schwund ging ganz ebenso wie bei Hunger vor sich. Bardeen beschrieb in einigen Fällen den Schwund des alten Pharynx und seinen Ersatz durch einen neuen. Ob wir es aber hier mit einer Reduktion oder einfacher Zerstörung und Neubildung aus einem anderen Gewebe zu tun haben, bleibt eine offene Frage. Endlich sah Thacher eine „Degeneration" der Kopulationsorgane bei Planaria maculata während der Regeneration des Pharynx. Die Abbildungen, die Thacher gibt, (Fig. 6, 7) sind denen sehr ähnlich, die ich bei der Reduktion von Planaria lactea beschrieb. Auch hier verwächst die Genitalöffnung, und der Penisgang trennt sich vom Atrium genitale. Ob aber eine Reduktion oder gewöhnliche Degeneration vorliegt, kann man nach den Zeichnungen und dem Text von Thacher nicht beurteilen, da er die Zellen selbst weder abbildet noch beschreibt.

Dazu gesellen sich Drieschs und meine oben erwähnten Beobachtungen an Clavellina, nur daß hier eine Reduktion eintritt, bevor noch der Hunger begonnen hat, d. h. es werden Zellen zerstört und Reservestoffe angehäuft ehe noch das Regenerat da ist, welches diese Stoffe verwenden soll. Wir haben es hier mit einem Reizwechsel zu tun, indem die Degeneration nicht erst mit dem Hunger einsetzt, sondern schon auf die Operation selbst antwortet, die den Hunger im Gefolge haben wird.

Diese Beobachtungen sind, so viel ich weiß, die einzigen, die die Veränderungen im zurückgebliebenen Teile während der Regeneration schildern. Dieser Mangel bei der so reichlichen Literatur über Regeneration selbst erklärt sich vielleicht vollkommen dadurch, daß die Forscher all ihre Aufmerksamkeit dem Regenerate zuwandten, und das übrig gebliebene Tier selbst nicht untersuchten.

Demnoch halte ich die Methode der Regeneration für sehr geeignet, Reduktionen in den übrig gebliebenen Organen hervorzurufen. Wenn die erste Regeneration nicht zum gewünschten Resultate führt, so kann man die Operation einigemale wiederholen, um den Organismus endgültig auszusaugen und einen akuten Hunger der Gewebe hervorzurufen.

Es existiert noch eine dritte Methode, die vielleicht wertvolle Resultate ergeben könnte — nämlich die Transplantation.

Gewöhnlich degeneriert der transplantierte Teil, atrophiert und wird ohne Rest aufgesogen; aber wenn wir genauere Beobachtungen über die Reihenfolge dieser Zerstörungen hätten und über den Prozess der Involution selbst, so könnten sie uns nicht wenig Interessantes, sowohl in der Frage der gegenseitigen Beziehung der Teile, als auch der Reduktion als solcher lehren. Auch hier haben wir wohl am meisten von Experimenten an Wirbellosen zu erwarten.

Aber nicht immer sehen wir eine volle Degeneration und Resorption des transplantierten Teiles, oft wächst dieser Teil weiter. Dieses betrifft — und hier haben wir einen guten Beweis der Dauerfähigkeit embryonaler Gewebe — gerade die Fälle, wenn ein noch nicht ausgewachsener Teil transplantiert wurde. Dieser wuchs weiter[2]), degenerierte aber später doch. Besonders interessant sind für uns die Experimente Rands an Hydra. Der transplantierte Teil einer Hydra reduzierte sich und wurde gleichsam von der ganzen Hydra aufgesogen. Aber die histologischen Prozesse sind auch hier nicht klargelegt, so daß wir die Resultate Rands nicht mit unseren eigenen, durch Hunger bei derselben Form erzielten vergleichen können. Nirgends sehen wir in diesen Fällen einen Hinweis auf einen umgekehrten morphologischen Prozeß; daß aber ein solcher in diesen Fällen doch vorkommen mag, wird wahrscheinlich, wenn wir die Resultate Ribberts näher betrachten. Er sah bei der Transplantation verschiedene Gewebe, daß die Zellen sich dedifferenzieren, zu früheren Entwickelungsstadien zurückkehren, embryonal werden. So nimmt das Epithel der Fettdrüsen den Charakter des gewöhnlichen flachen Epithels an. Die Alveolen der Speicheldrüsen bekommen ein indifferentes kubisches Epithel, das für den

Ausführungsgang typisch ist. Die Epithelzellen der gewundenen Harnkanälchen verlieren den Stäbchensaum, bekommen ein helles, strukturloses Protoplasma und nehmen kubische Form an. Die Bindegewebszellen werden oval, die Muskelzellen verlieren ihre klar hervortretende Querstreifung und ihre Kerne fangen an sich zu teilen. Alle diese Zellen sind zu neuer Differenzierung fähig, wobei eine gewisse Metaplasie möglich ist. Diese Erscheinungen der Dedifferenzierung lassen sich also nicht mit Degeneration verwechseln.

Ich werde mich mit den Beobachtungen physiologischer Degeneration und darauffolgender Regeneration nicht weiter aufhalten, wie z. B. mit der Degeneration der Uterusmuskulatur nach der Geburt des Kindes, des Darmepithels der Insekten, der Teile von Ascidien oder Bryozoen usw. In all diesen Fällen haben wir eine einfache Zerstörung eines Organs oder eines Teiles desselben mit darauffolgender Regeneration von Reservezellen aus. Diese Beispiele geben uns weder einen Beweis rückgängiger Entwickelung des ganzen Organes, noch der Verjüngung einzelner Zellen.

Bei Campanularia beobachtete Loeb, wie erwähnt, daß die die Wände des Glasgefäßes berührenden Hydranten sich reduzieren und zum Cänosark werden. Er nahm an, daß die Zellen dabei verschmelzen, aber Thacher wies nach, daß die Hydranten dabei einfach degenerieren und nachher in der allgemeinen Gastralhöhle verdaut werden.

Sehr interessante Beobachtungen machte unlängst P. Iwanoff über die Regeneration von Spirographis Spallanzanii. Bei der Regeneration des Vorderteiles dieses Wurmes werden die abdominalen Segmente zu thorakalen. Das Abdominalsegment hat ein ventrales, konisches Parapodium, und ein flossenartiges dorsales, das thorakale Segment verhält sich umgekehrt. Das abdominale Segment verliert während seiner Verwandlung in ein thorakales die Borsten des ventralen Parapodiums, das Parapodium selbst wird immer kleiner und verschwindet endlich ganz. Mir teilte Iwanoff mündlich mit, daß das Epithel der über dem ventralen Parapodium liegenden Schleimzellenschicht, den Schleim verliert und den Cha-

rakter von embryonalem großkernigem Epithel annimmt und sich nachher in die Borsten absondernden Zellen, die Chätoblasten umgestaltet[8]).

Eine umgekehrte Entwickelung haben wir auch in dem von Graf beschriebenen Falle, wo schon abgesonderte Blastomeren sich wiederum paarweise in umgekehrter Reihenfolge, wie sie sich abgetrennt hatten, vereinigten. Da dieses interessante Faktum aber nicht in dieser Form wieder beobachtet wurde, bleibt die Frage wohl offen, ob wir es nicht mit einem jener Fälle zu tun haben, wo die Blastomeren unter Sauerstoffmangel sich wiederum verbinden. Die Frage der Reihenfolge ist es aber, auf die es hier ankommt, und auf sie hat später niemand mehr acht gegeben.

Eine Rückdifferenzierung von Zellen geht endlich in den meisten Fällen der Regeneration voraus. Weismann, Roux und ihre Anhänger glaubten freilich, daß wir es überall dort, wo wir eine Regeneration sehen, mit Reservezellen — d. h. noch undifferenzierten Zellen oder wenigstens mit Zellen, die Reservekeimplasma enthalten, zu tun haben. In einigen Fällen, d. h. dort, wo die Regeneration zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung führte, wie z. B. bei der Teilung einiger Würmer, finden wir wirkliche embryonale Reservezellen. Eine ganze Reihe von Geweben höherer Tiere, wie die Malpighische Schicht des Körperepithels, das Knochenmark, die Chordascheide, das Periost, das Epithel des Insektendarmes und andere Gewebe, deren Aufzählung bei Wirbeltieren man bei Schaper nachlesen mag, enthalten Wachstumszentren oder Reservezellen, aus denen die verlorenen Teile immer wieder regeneriert werden können. Doch diese Fälle beziehen sich auf die physiologische Regeneration; und das Vorhandensein von Reservegewebe müssen wir hier wohl als sekundäre Anpassung ansehen, die die Rückdifferenzierung anderweitig beschäftigter Gewebe unnötig macht — eine Anpassung, der wohl auch spezielle Genitalzellen ihre Entstehung verdanken. In den meisten Fällen pathologischer Regeneration aber, wo diese nicht auf Grundlage der physiologischen Regeneration vor sich gehen kann, müssen wir wahrscheinlich eine Rückdifferenzierung spezialisierter Gewebe annehmen, die wir ja auch wirklich in einigen

Fällen beobachten können, wodurch sie sich vorteilhaft vom Reserve-idioplasma unterscheidet, das wir nicht sehen.

O. Hertwig erklärt die Regeneration dadurch, daß jede Körperzelle das Ganze zu regenerieren imstande ist, und daß nur ihre Spezialisation oder Differenzierung sie daran hindert — eine Ansicht, die von vielen Botanikern geteilt wird. Letztere haben wirklich einigen Grund dafür, wir Zoologen aber wohl keinen, besonders nach den Experimenten Drieschs am Seeigel und Seestern, welche die allmähliche Beschränkung nicht nur der „prospektiven Bedeutung", sondern auch der „prospektiven Potenz" der Zellen bewiesen. Natürlich ist es leicht den Gegenständen Potenzen zuzuschreiben, wenn diese sich nicht weiter zu offenbaren brauchen; doch hat eine solche Methode gar keinen Wert, ja schadet im Gegenteil, da sie von weiteren Experimenten und Analysen abhält. Hier haben wir eine vielleicht unbewußte Anwendung der unglücklichen Aristotelesschen Lehre von Möglichkeit und Wirklichkeit; doch wie Lange so treffend sagt: „In den Dingen ist ein für allemal nichts, als vollkommene Wirklichkeit."

Deswegen scheint mir die Unterscheidung von prospektiver Bedeutung und prospektiver Potenz eine der glücklichsten Ideen Drieschs, wobei in jedem einzelnen Falle die Grenzen der Potenz genau durch das Experiment festgestellt werden müssen. Nur auf den ersten Entwickelungstadien sind die Zellen äquipotentiell, nachher werden ihre Potenzen immer enger und halten sich, wie es scheint immer in den Grenzen der Keimblätter[4]). In allen den Fällen, wo wir es nicht mit einer Regeneration eines Gewebes aus Resten desselben zu tun haben (einer Anastase nach meiner Definition), sondern mit Regeneration aus anderen Geweben (Neogenie), die ja nötig wird, sobald ein Organ oder Körperteil vollkommen entfernt wird — in allen diesen Fällen haben wir eine Metaplasie. Die Zellen dedifferenzieren sich und differenzieren sich darauf von neuem, aber schon in anderer Richtung und anderen Bahnen. Eine sehr demonstrative Dedifferenzierung der Zellen und Differenzierung zu neuem Gewebe sieht man bei der bekannten Regeneration der Tritonlinse nach Wolff. Der Prozeß läßt sich hier Schritt für

Schritt verfolgen und schließt jeden Gedanken an Reservezellen aus. Die Zellen des Irisepithels verlieren allmählich ihr Pigment, ihre Kerne vergrößern sich auf Kosten des Protoplasmas, d. h. sie nehmen embryonalen Charakter an, um sich nacher in Linsenzellen zu differenzieren. Wolff selbst sagt: „Das Resultat dieser Vorgänge ist also eine auf ganz eigenartige Weise herbeigeführte Rückdifferenzierung auf einen früheren entwickelungsgeschichtlichen Zustand.“ Ein ziemlich vollständiges Bild einer Rückdifferenzierung von Zellen bei Regeneration und neue Differenzierung derselben sah ich seinerzeit bei Regeneration des Bauchmarkes von Polychaeten. Hier verlassen die Zellen des Körperepithels ihre ziemlich dicken Membranen —, kriechen ins Innere des Körpers und werden zu Ganglienzellen — ein Prozeß, der dem bei Pflanzen von Krüger beschriebenen analog ist, wo beschädigte Zellen die von ihnen gebildeten dicken Zellwände auflösen und embryonal werden. In anderen Fällen ziehen die Zellen bei Dedifferenzierung ihre Flimmer oder Plasmafäden ein — d. h. zerstören mit anderen Worten die von ihnen schon gebildeten Organe, um neue zu bilden. Römer beschreibt soeben, daß bei Regeneration von Bryozoa Ento- und Ektoprokta alte, flache und plasmaarme Ektodermzellen wieder embryonalen Charakter annehmen. — Endlich verweise ich auf die von mir beschriebene Dedifferenzierung des Epithels des Atrium genitale der Planarien und auf die Rückkehr des Kiemenkorbes von Clavellina zum Stadium einer stolonialen Knospe.

Bei normaler Embryonalentwickelung könnten wir in Fällen regressiver Metamorphose gleichfalls Reduktionen erwarten. Wirklich verlieren nach Pedaschenko die metanauplialen Längsmuskeln bei der regressiven Metamorphose der zyklopsähnlichen Larve von Lernaea branchialis ihre kontraktile Substanz und bekommen wieder das Aussehen von Muskelanlagen, ähnlich denjenigen, welche wir bei den Embryonen der letzten embryonalen Stadien finden; aber — und dieses ist höchst wichtig — während der letzten Häutung differenzieren die Muskeln bald wieder ihre kontraktile Substanz. In betreff der Muskelinvolution sagt Pedaschenko (S. 130): „Mit einem Worte, wir sehen eine Reihe derselben Bilder, die wir während

der Entwickelung der Muskeln beobachteten, nur in umgekehrter Reihenfolge."

Doch setzen wir den Fall, daß alle diese Beobachtungen auf Irrtümern beruhen, die daher enstanden sein könnten, daß irgendwelche Reservezellen unbemerkt blieben, so haben wir an den Protozoen bei der Bildung der Dauerzysten klare Bilder der Reduktion aller Organellen und Wiederbildung derselben. Das einzige, was man hier erwidern könnte, wäre, daß wir es hier mit keiner Verjüngung als Rückkehr zu früheren Lebensstadien zu tun haben. Mir aber will es scheinen, daß gerade an die Bildung von Dauerzysten und an die Entwickelung aus diesen eine Embryologie, Phylogenie und ein biogenetisches Grundgesetz bei Protozoen anknüpfen könnte, natürlich aber nicht an die Prozeße der Vermehrung der Einzelligen.

Ähnliche Reduktionsprozesse, wie diejenigen bei der Bildung der Dauerzysten der Protozoen finden wir auch im jährlichen Lebenszyklus mancher Metazoen, so bei Planaria maculata, die im Winter nach Curtis ihre Kopulationsorgane rückbildet, ferner bei manchen winterschlafenden Tieren, bei welchen die Destruktion der Organe nicht so gering sein soll (Monti).

Ob wir es auch bei der Bildung der Geschlechtszellen mit einer Verjüngung und Dedifferenzierung von somatischen Zellen zu tun haben, bleibt vorläufig eine offene Frage. Ist auch die frühe Sonderung der Geschlechtszellen ziemlich verbreitet, so kann sie doch eine sekundär erworbene Erscheinung sein, um so mehr, als wir sie nicht bei Cölenteraten (außer Schwämmen), Turbellarien und Echinodermen, also bei niedrigeren Formen antreffen. Ein interessantes Beispiel einer solchen Dedifferenzierung beschreibt Child für die Cestode Moniezia. Bei dieser Form lösen schon differenzierte und funktionierende Muskelzellen ihr Muskelfibrillen auf und werden zu Spermatogonien.

Eine Verjüngung von Zellen beschreibt Ribbert auch bei verschiedenen Entzündungsprozessen, so am Epithel der Lungenalveolen und der Bronchen, das sich abrundet und plasmareich wird, an dem die Glomeruli auskleidenden Nierenepithel, welches seine

exkretorische Fähigkeit einbüßt und das Aussehen der Zellen der Tubuli recti annimmt, am Magenepithel, das den Charakter des minder differenzierten Darmepithels annimmt, am Bindegewebe, an Fettzellen, die das Fett einbüßen und zu einfachen Bindegewebezellen werden. — Bei Unterbindung des Ductus Wirsungianus atrophieren viele Zellen der Pankreas, andere verlieren, wie es Tiberti beschrieb, ihre spezifischen Eigentümlichkeiten und nehmen embryonalen Charakter an.

Was endlich die Geschwülste betrifft, so gewinnt die Ansicht Ribberts, Hansemanns, R. Hertwig u. a. immerhin gegen Cohnheim an Wahrscheinlichkeit, daß wir es hier mit somatischen Zellen zu tun haben, die sich dedifferenzieren, embryonal werden, und darnach jene verherende Widerstands- und Propagationskraft gewinnen[5]). Die heterotypischen Mitosen, die embryonale Zellen überhaupt aufweisen, finden sich auch hier (Farmer, Moore und Walkers; V. Haecker).

Eine Verjüngung von Zellen läßt sich auch bei Pflanzen beobachten, trotzdem Goebel noch unlängst dagegen auftrat. Wenn eine jede Zelle der Marchantia oder Begonia die ganze Pflanze wiederbilden, blühen und Frucht bringen kann, oder eine jede Zelle der roten Alge Dasya elegans einen neuen Organismus bildet, so ist das wohl nur nach vorheriger Verjüngung der somatisch in Anspruch gewesenen Zelle möglich. Weitere Beweise, daß auch bei Pflanzen zweifellos neue Herde embryonaler Substanz aus schon differzenzierten somatischen Geweben entstehen, sind von Noll gesammelt worden. Wenn es auch nicht gelingt überall Regeneration hervorzurufen, wie z. B. im von Simon beschriebenen Falle, in dem die Wurzel der Farne nicht regeneriert, wenn die Zelle an der Spitze der Wurzel entfernt worden war, die den Wachstumspunkt bildet, so muß man nicht vergessen, wie sehr die dickeren Zellwände bei den Pflanzen eine Dedifferenzierung erschweren. Daß Stücke des Sporogoniums und die Wände der Sporenkapsel bei Blattsporen Protonemafäden zu bilden vermögen, die zu neuen Pflanzen werden, ist immerhin ein einleuchtendes Beispiel. Freilich kann die Pflanze als Ganzes nie den Weg zur Anlage zurücknehmen,

da sie eine Kolonie ist, und könnten wir einen solchen Prozeß ja auch nicht für einen ganzen Hydrantenstock, wohl aber für die einzelnen Hydranten erwarten. Überhaupt aber greift die Pflanze immer lieber zu Adventivbildungen — einem Prozesse, den man mit der kompensatorischen Hypertrophie bei Tieren vergleichen könnte, als zur Utilisierung schon im Gebrauch gewesener Zellen.

Ich habe hier nur Fakta zusammengestellt, die keinen Zweifel aufkommen lassen. Daß die Dedifferenzierung schon anderweitig differenzierter Organe möglich ist, sollten Driesch s und meine Untersuchungen an Clavellina und meine Experimente an Hydra und Planaria beweisen. Daß Zellen sich dedifferenzieren und embryonalen Charakter annehmen, wird nun schon von einer großen Reihe von Forschern angenommen, so von Roux, Driesch, Morgan, Korschelt, Ribbert, Noll, Wolff, Godlewsky u. a. Doch sagen wir statt Dedifferenzierung — Embryonalwerden und setzen wir die Frage, ob eine Zelle, ein Gewebe oder Organ sich verjüngen kann, d. h. seine Entwickelung rückgängig machen, so vermeidet die Mehrzahl eine Antwort, als ob Dedifferenzierung, Verjüngung und Embryonalwerden nicht dasselbe ist. In der Enzystierung der Protozoen will Weismann keine Verjüngung sehen: „Was kann denn hier überhaupt verjüngt werden!“ ruft er aus, „die Substanz des Tieres nicht, denn zu dieser kommt nichts hinzu, und folglich kann auch neue Kraft nicht hinzukommen .... Ganz etwas Anderes ist es mit der Konjugation“. Aber Verjüngung ist eben Verlust und kein Gewinn. Als solcher erscheint sie bei Enzystierung der Protozoen, ferner bei den Metazoen, mit dem Absterben einer Masse von Zellen und Geweben, als solcher erscheint sie auch nach den Beobachtungen R. Hertwigs an Actinosphärium.

Es ist zu verwundern, daß nach der auf falscher Beobachtung beruhenden Aussage Loebs erst Driesch bei Clavellina zur Ansicht von einer Möglichkeit rückgängiger Entwickelung kam, während doch die Dedifferenzierung jeder beliebigen Zelle oder jedes einzelligen Tieres ein solcher direkter Beweis sein könnte.

Können wir nach allem Angeführten behaupten, daß umgekehrte morphologische Prozesse Ausnahmeerscheinungen sind? Und

wenn wir eine solche Erscheinung nur ein einzigesmal beobachteten, so würde sie uns auf ein Gesetz hinweisen, welches wir früher nicht kannten und welches natürlich unter gewissen Bedingungen auch in anderen Fällen zutage treten müßte. Daß wir diese Erscheinung nicht immer und überall beobachten, beweist natürlich nichts, wenn man sich erinnert, wie schwer und spät solche Kräfte, wie Elektrizität, Magnetismus usw. entdeckt wurden, obgleich sie überall verbreitet sind. Wenn ein Stein auf der Spitze eines Berges nicht fällt, so beweist es nicht, daß auf ihn die Schwerkraft keine Wirkung hätte. Es genügt, ihn aus dem Gleichgewicht zu bringen, und er wird hinunterrollen und vor uns die Wirkung der Schwerkraft offenbaren. So ist es auch mit dem Organismus, es genügt, ihn aus dem Gleichgewicht zu bringen, und er offenbart vor unseren Augen die Gesetze der Involution.

Der Zweck der Verjüngung ist in den Fällen der Regeneration, des Hungers etc. gut verständlich. Wenn nicht jede Dedifferenzierung zweckmäßig ist, so spricht dieses natürlich weder für noch gegen Zweckmäßigkeit überhaupt, Vitalismus, Entelechie etc.

Die direkten Ursachen der rückläufigen Entwickelung sind sehr verschiedenartig. Verderben des Wassers, Winterruhe, Hunger aber auch Überfütterung ruft Enzystierung und Rückbildung bei Protozoen hervor. Was in diesem Falle durch die Rückbildung gewonnen wird, bleibt eine offene Frage; ob wir es aber überhaupt bei der Rückbildung als solcher mit einer Anpassungserscheinung zu tun haben, ist noch sehr fraglich. Ist ja auch die Embryonalentwickelung mit ihrer Wiederholung phylogenetischer Stadien keine Anpassungserscheinung. Wahrscheinlicher erscheint es mir, daß sie eine Eigenschaft der lebenden Materie als solche ist, gleich wie ich, Morgan, Przibram und andere es für die Regeneration annahmen, und nicht nur der lebenden. In vielen Fällen mag sie dann — ob durch natürliche Zuchtwahl oder auf andere Weise, lasse ich dahingestellt sein — zweckmäßig verwandt werden. Im Falle nachfolgender Regeneration ist es fast selbstverständlich, daß die Zelle, soll sie etwas Neues schaffen, zuerst embryonal werden muß. Weniger zweckmäßig erscheint die Verjüngung von Zellen bei Trans-

plantation oder Entzündung. Der direkte Reiz, der Rückdifferenz hervorruft, ist Hunger, Kälte, Verwundung oder Bloßlegung — schlechte Bedingungen überhaupt. Besonders mystisch bleibt natürlich der Reiz, der Regeneration überhaupt und damit auch vorhergehende Verjüngung hervorruft, in den Fällen der Morphallaxis.

Das Faktum der Verjüngung eröffnet uns ganz neue, ungeahnte Kräfte der lebenden Natur, die ihre Dauerfähigkeit zum Teil begreiflich machen, zum Teil die Befruchtung als Verjüngungsprozeß für das Plasma unnötig erscheinen lassen. Ich habe der Frage seinerzeit einen besonderen Artikel gewidmet (1905). Bewiesen müßte vor allem werden, ob die Verjüngungsfähigkeit der Zellen potentiell unbegrenzt ist, ob dieselbe Zelle unzählige Male zu ihrem Embryonalstadium zurückkehren und sich von neuem differenzieren kann. Für Metazoen ist die Frage schwer löslich, da das Schicksal irgend einer bestimmten Zelle natürlich nicht zu verfolgen ist. Bei Spallanzani regenerierte der Schwanz eines Triton 6mal; Ribbert kratzte mehr als 100mal das äußere Epithel mit den Hautdrüsen vom Ohre eines Kaninchens und bekam immer neue Regeneration. In anderen Fällen nimmt die Regenerationsfähigkeit ab. Hier aber spielt die Frage der Quantität der Baumaterials eine zu große Rolle, wie wir es ja oft sehen, so auch selbst bei Untersuchung der Potenzen der Blastomeren, die oft das Ganze nicht regenerieren können, nur weil das Bildungsmaterial zu gering ist. Diese Experimente antworten nicht auf unsere Frage. An Protozoen muß sie gelöst werden. Wenn dasselbe Protozoon unzählige Male Dauerzysten bilden und sich neu differenzieren kann, ohne eine Kopulation eingehen zu müssen, so wäre unsere Ansicht bewiesen. Indirekt wird sie sehr wahrscheinlich, wenn wir die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen im Auge behalten. Kulagin, Calkins, Loisel, Enriques und Woodruf gelang es, Infusorienkulturen zu erhalten, die sich unbegrenzt durch Teilung fortpflanzten, nicht kopulierten und doch keine Degenerationserscheinungen aufwiesen, wenn nur die Lebensbedingungen normal blieben (so wenigstens verstehe ich die Experimente Loisels und Woodrufs)[6]. Enriques erhielt 683 Generationen von Glaucoma scintillans

ohne Konjugation und Altern. Deswegen hält er auch die letztere Erscheinung nicht für eine normale und schreibt sie dem Einflusse schädlicher Bakterien in der Kultur zu. Diese Tiere haben aber zweifellos unzählige Male Dauerzysten gebildet, als sie noch Teile ihrer Vorfahren waren, und hätten sie während derselben die minimalsten unersetzbaren qualitativen Verluste erlitten, müßten sie ohne Kopulation sicher degenerieren.

Da nun aber die Fähigkeit der Verjüngung nicht nur den Protozoen eigentümlich ist, sondern wir sie auch bei den Metazoen sahen, so ist es auf den ersten Blick nicht verständlich, warum sie nicht auch potentiell unsterblich sein könnten, wenn sie nur von verjüngenden Reizen getroffen würden. Die Sache ist aber eben die, daß nicht alle Gewebe verjüngungs- und regenerationsfähig sind. Zwar scheinen selbst jene Gewebe, welche von Bizzozero als stabile bezeichnet worden sind und nach seiner Meinung das ganze Leben hindurch bei den Säugern unersetzt bleiben, nach dem Winterschlafe, wie es R. Monti bewiesen hat, ersetzt zu werden, so Nierenepithel, Pankreas, Pepsindrüsen, Leber, was man ja auch nach einigen Experimenten über Regeneration innerer Organe erwarten kann. In einem Punkt sind aber doch fast alle Forscher einig, daß nämlich das Nervensystem, d. h. die Ganglienzellen nicht regenerationsfähig sind, es sei denn in noch halb embryonalem Zustande, z. B. bei Froschlarven (Fraisse, Barfurth, Sboggo, Rubin, Roux) und Salmanderlarven (Fr. Reinke), oder bei pathologischem Wachstum des Ventrikel- und Plexusepithels sogar beim Menschen (Fr. Saxer). Ist deswegen die Regeneration von Ganglienzellen auch prinzipiell nicht unmöglich (trotz der absolut negativen Resultate Coëns, Sanarellis, Friedmanns, Enderles, Marinesco, Borst), so scheint dieselbe doch zum mindesten sehr erschwert zu sein, und selbst bei niederen wirbellosen Tieren regeneriert das Nervensystem nicht aus dem Übriggebliebenen, also durch Anastase, wie ich es nannte, sondern durch neue Anlage desselben — Neogenie, wie ich und andere es für Plattwürmer und Ringelwürmer bewiesen. Auch ist es ja unser Nervensystem, welches meist bei sonst normaler Gesundheit zuerst altert, was psychologisch vielleicht sich in Ab-

nahme der Fähigkeit neue Eindrücke aufzunehmen, in der Müdigkeit des ganzen Apparates, wenn man sich so ausdrücken wollte, kundgibt. So konnte auch Metschnikoff bei sehr alten Papageien sehen, daß das Gehirn von Riesenzellen angenagt wird, und diese nagen ja meist an Zerfallendem und Hinfälligem.

Ich sprach früher den Gedanken aus und hatte ihn mit dem geringen Materiale, das mir in der Literatur zur Verfügung stand, zu bekräftigen gesucht, daß gleich den Geweben auch ganze Tiere wohl dann lebenskräftiger sind und ein höheres Alter erreichen, wenn sie periodische Regeneration erleiden, d. h. also Tiere mit periodischem Winter- oder Trockenschlafe. Wie tiefgreifend die Zerstörung und Wiederbildung von Geweben bei diesen Tieren ist, sehen wir aus den erwähnten Beobachtungen R. Montis am Murmeltier, bei welchem selbst Milz, Knochenmark, Lymphgefäße, Epithel, Haut- und Darmdrüsen, Lieberkühnsche Drüsen, Nieren, Pankreas, Leber, Speicheldrüsen etc. eine teilweise Regeneration nach dem Winterschlafe aufweisen. Schildkröten verlieren während des Winterschlafes $^1/_4$ ihres Gewichtes, ein riesiger Prozentsatz, wenn man den mächtigen Panzer und das Skelett abrechnet, welche wahrscheinlich nur wenig angegriffen werden.

Aus alledem schloß ich, daß die Ursache des Alterns bei Metazoen nicht in dem Fehlen einer Kopulation zwischen den somatischen Zellen zu suchen ist, wie Infusorienkolonien ohne Kopulation nicht degenerieren, da ja Weismann Cypris nun schon 22 Jahre rein parthenogenetisch züchtet, da immer neue Fälle von Apogamie bei Pflanzen auftauchen und viele (so die Erdbeeren, Ananas, Bananen, Chrysanthemen, Tulpen etc.) nur vegetativ fortgepflanzt werden, da selbst bei vieltausendjährigen Bäumen die Blätter ebenso jung wie bei einem einjährigen Baume sind[7]). In der Differenzierung die Ursache des Alterns zu sehen, wie es Cholodkowsky tat, schien mir wenig angebracht, wo wir doch nun so viele Fälle von Dedifferenzierung entdeckt haben. Das Lebensferment Bütschlis gar oder die Panmixie Janickis sind ganz hypothetisch. Die Metazoen unterscheiden sich von den Protozoen und Pflanzen durch das Vorhandensein eines Nervensystems, und da diesem, wie es scheint,

allein von allen Geweben eine größere Regeneratioskraft abgesprochen werden muß, so kann man, besonders wenn man im Auge hat, welche Rolle das Nervensystem auch trophisch zumal bei den Wirbeltieren spielt, in diesem Faktum allein schon die Ursache der Sterblichkeit der Metazoen sehen. Aber es kommt hier noch ein wesentlicher Unterschied zwischen Pflanzen und Tieren hinzu: Erstere häufen keine Produkte des Verfalles an, letztere erliegen im Falle eines Todes durch Altersschwäche meistens dieser Anhäufung schädlicher Produkte, was Jickeli noch unlängst ausführlich behandelt hat.

Daß überhaupt eine potentielle Unsterblichkeit der Metazoen nicht zu erreichen war, scheint mir unwahrscheinlich. Ich glaube nicht, daß irgend eine Eigenschaft der „lebenden Materie" als solcher die Ursache der Kurzlebigkeit ist, sondern nehme mit Weismann an, daß das Leben jeder Art so kurz wie möglich bemessen ist, um, wie schon Goethe erkannte, viel Leben zu schaffen, trotzdem die Natur die Mittel in Händen hatte, die Art sehr langlebig, ja potentiell unsterblich zu gestalten. Statt der Verjüngung einzelner Organe, verjüngt sie den ganzen Organismus aus einer Zelle.

Nachdem wir so die Verbreitung und den Wert rückgängiger Entwickelung betrachtet haben, sehen wir näher zu, wie diese Rückbildung bei Metazoen vor sich geht.

Die von mir beobachtete Verkleinerung der Planarien und Hydren während des Hungers, wobei die Tiere zuletzt nur $^1/_{10}$ ihrer anfänglichen Körpergröße maßen, ging in der Weise vor sich, daß einige Zellen direkt zerstört wurden, andere degenerierten, die dritten embryonal wurden und die vierten endlich sich nicht veränderten. Die Verkleinerung des Körpers geschah auf Kosten der Zahl der Zellen, nicht auf Kosten der Größe derselben.

Wenn bei der Reduktion irgend einer Form alle Prozesse, und also vor allem die Teilungsprozesse der Zellen rückgängig gemacht würden, so müßten wir erwarten, daß die zuletzt abgeteilten Zellen sich mit ihren Mutterzellen vereinigten, diese wieder mit den ihrigen etc. So stellte es sich auch Loeb anfänglich vor und fand eine Stütze in der Beobachtung seines Schülers Greeley bei Hydra und

in der rückgängig gemachten Furchung Grafs. Doch Loebs eigene Beobachtung ist inzwischen widerlegt, Greeleys auch halbwegs, Grafs nie bestätigt worden. Die Regel cellula ad cellulam, wie sie Driesch formulierte, bewahrheitet sich nicht. Die jüngst abgeschiedenen Zellen vereinigen sich nicht, sondern gehen zugrunde. Daß dennoch eine embryonalere Form erzielt wird — eine Reduktion, erklärt sich dadurch, daß die „atypische Potenz" der Zellen größer ist, als ihre „typische Potenz", daß mit der Abschnürung einer Tochterzelle die Mutterzelle meistens noch keine Eigenschaft einbüßt, so daß sie auch nicht nötig hat, sich mit der Tochterzelle zu vereinen, um eine Eigenschaft zu gewinnen.

So gehen also die einen Zellen zugrunde, die anderen bleiben, und darauf beruht die Größenabnahme. Eine Abnahme der Zellengröße geschieht nicht[8]). Auch hier bei Hunger und Größenabnahme des ganzen Tieres haben wir eine Bestätigung der Regel von der Konstanz der Zellengröße, die freilich nach Levi Ausnahmen haben mag, da die Zellengröße selbst von der Chromosomenzahl abhängig ist (Boveri), und weil wir eben hier eine Regel und kein Gesetz haben.

Wie in den meisten Fällen aber, wenn wir die Protozoen unter eine gemeinsame Regel mit den Metazoen bringen wollen, so stoßen wir auch hier auf unüberwindliche Schwierigkeiten, deren Ursache im Dogmatismus unserer Anschauungen über die Individualität der Zelle liegt. Auch hier erleidet die Infusorie z. B. Veränderungen, die wohl für sie als Individuum, nicht aber als Zelle charakteristisch sind. Nach Verworn, Wallengren und Kasanzeff verkleinern sich die Infusorien bei Hunger bis zu $^1/_3$ der anfänglichen Größe. Eine Proportionalität der Teile wird auch hier eingehalten. Das Protozoon verhält sich alo nicht wie die einzelne Zelle, sondern wie das vielzellige Tier, wobei die Teile des Körpers ihre strenge Proportionalität, wie auch bei den Metazoen, einhalten. Wenn wir unsere Regel also auch auf die Protozoen ausdehnen, so ist nicht die Zellengröße konstant, sondern die jeweiligen morphologischen Lebenseinheiten, und darin liegt wohl ein Grundgesetz der Individuation.

Nachdem wir so gesehen haben, wie die Verkleinerung des Körpers bei hungernden Tieren vor sich geht, und nachdem wir diesen Prozeß, der ein Antagonist des Wachtums ist, geschildert haben, wollen wir versuchen, die Gesetze zu bestimmen, welche die einen Zellen dem Untergang weihen, den anderen dagegen die Möglichkeit geben, auf Kosten dieser zu leben.

Auf diese Frage gibt es eine fertige Antwort: die Theorie vom Kampfe der Teile im Organismus, die von Roux mit ungewöhnlichem Talente und der Gedankentiefe ausgearbeitet ist, welche die Werke dieses Forschers charakterisieren. Ohne auf eine Kritik dieser Theorie überhaupt einzugehen, durch welche Roux alle Konsequenzen für den feineren Bau der Lebewesen zog, welche aus dem Prinzip der Naturzüchtung flossen, scheint es uns doch, daß sie mit dieser ihre Vorzüge und Mängel teilt, und zu den letzteren gehört die Schwierigkeit sie zu beweisen, und ihr geringer heuristischer Wert. Denn die von Roux erktärte und die zweckmäßigen Gestaltungen sehr vereinfachende funktionelle Anpassung braucht auch nach ihrem Autor nicht das Resultat eines direkten Kampfes der Teile zu sein.

In der Reduktion tritt ein Kampf der Teile nicht klar hervor, und mag er auch stattfinden, so wird sein Einfluß von anderen Faktoren verwischt und unkenntlich gemacht. Jedenfalls bleiben bei der Reduktion infolge von Hunger bei Planaria und Hydra, wie ich es beobachten konnte, nicht die anspruchslosesten Zellen zurück, auch nicht die am reichsten mit Reservesubstanzen ausgestatteten, was geschehen müßte, wenn wir das Verhalten des ganzen Individuums als Resultat des egoistischen Strebens der einzelnen Zellen ansehen. Es bleiben, wie wir es später ausführlicher besprechen wollen, die embryonalsten Zellen übrig, wie auch bei der physiologischen Degeneration, wo die „Wachstumszentren" Schapers nicht angerührt werden. Also gerade das Differenzierteste, Angepaßteste wird zerstört.

Zwischen Geweben und Organen entscheidet bei der Reduktion infolge von Hunger auch nicht der egoistische Kampf dieser Teile. Gerade die Reservestoffe enthaltenden Organe und Gewebe, wie die

Leber und das Fettgewebe, werden zuerst angegriffen. Auch bleiben nicht die jeweils gesundesten Organe am längsten erhalten, denn die Reihenfolge im Zerfall der Teile scheint für jede Art festgesetzt zu sein und keinen bedeutenden individuellen Schwankungen zu unterliegen. Auch hier tritt kein Kampf der Teile mit Überleben des Stärksten zutage[9]).

Ich stelle mir noch eine andere Erklärbarkeit der Reihenfolge des Zerfalles der Teile bei Reduktion vor, nämlich durch eine enge Beziehung zwischen funktionellen und trophischen Reizen, wie sie Roux in den Grenzen eines Gewebes annimmt. Gar nicht, oder nur träge funktionierende Gewebe würden schlechter ernährt werden, und diese müßten dann zu Gunsten der tätigeren atrophieren, was sogar zu sehr zweckmäßiger Zerstörungsfolge führen würde. Aber auch mit einer solchen Erklärung stimmen die Fakta nicht überein. Der Darm der hungernden Planaria und Hydra ist untätig, in ihm finden wir auch wirklich die ersten Veränderungen, er selbst aber als Organ verbleibt, während die Augen der Planaria, die ja im Hellen gehalten, beständig Lichtreize bekamen und also funktionierten, zugrunde gehen. Die Funktion eines Organes im Verhältnis zur Funktion eines anderen sind endlich nicht vergleichbare Größen, und man kann die Tätigkeit eines Auges wohl kaum neben diejenige eines Muskels stellen.

Schifferdecker ist mit einer entgegengesetzten Theorie hervorgetreten und betrachtet auf Grund von Beobachtungen über Bindegewebe bei Atrophie und Hypertrophie der Muskeln die funktionellen Anpassungen als Resultat der Gewebesymbiose. Die Theorie ist noch nicht ausgearbeitet; aber in unserem Falle ist es eine schlechte Symbiose, wenn ein Gewebe zugunsten der anderen zugrunde geht.

Eine polyzoische Theorie paßt überhaupt für unsere Fälle der Reduktion nicht. Die Reihenfolge der Zerstörung der Teile ist nur vom Standpunkte des ganzen Organismus verständlich, nicht aber vom Standpunkte der einzelnen Zellen.

Betrachten wir das Wesen der Zerstörungen, die zu einer Reduktion führen, so können wir ein Dreifaches bemerken. Erstens sind sie zweckentsprechend[10]) vom Standpunkt des Individuums

und mehr noch der Art[11]); zweitens bleibt in jedem Falle das Embryonalste an Zellen, Geweben oder Organen bestehen; drittens wird eine rückgängige Entwickelung im Organismus als Ganzes bewirkt. Diese drei Gesetzmäßigkeiten scheinen bis zu einem gewissen Grade nebeneinander bestehen zu können und brauchen einander nicht auszuschließen. Wird jedesmal das zuletzt Entstandene geopfert, und das betreffende Stammgewebe oder Stammorgan, welches ja mehr Potenzen haben muß, bleibt zurück, so ist es verständlich, daß als Resultat eine rückgängige Entwickelung sich ergiebt. Daneben bleibt aber auch Nervengewebe — also sehr differenziertes Gewebe erhalten. So hätten wir also Zerstörung mit Erhaltung des Embryonalsten, welche zu rückgängiger Entwickelung führt, wobei aber dieser rückgängige Entwickelungsgang überhaupt, also auch das Gesetz von der Resistenz des Embryonalsten, im Interesse der organischen Zweckmäßigkeit abgelenkt oder unkenntlich gemacht werden kann. So erkläre ich mir die Verhältnisse in dem komplexen Begriffe der Reduktion. Die rückgängige Entwickelung ist der elementare Grundprozeß, der dieselbe Stelle wie der ontogenetische Entwickelungsprozeß einnimmt, also fürs erste als eine Grundeigenschaft der lebenden Materie einfach hingenommen werden muß, und nicht durch natürliche Zuchtwahl oder selbst als Anpassung entstanden gedacht werden kann. Dieser rückgängige ontogenetische Prozeß kann, wie der differenzierende, allerlei direkte und indirekte Anpassungen erleiden, die wir gewöhnt sind als cenogenetische zu bezeichnen. Ein Überleben des Nervensystems bei Reduktion, selbst nachdem früher gebildete Gewebe zugrunde gegangen sind, wäre also als eine Cenogenese in der Reduktion, spezieller als eine Heterochronie aufzufassen. Ich hoffe, daß wir auf diesem Wege einige Anhaltspunkte für eine begriffliche Analyse der Reduktion gewinnen können.

Ehe wir den Reduktionsprozeß als Ganzes noch einer näheren Prüfung unterziehen, verweilen wir ein wenig bei der Rolle, welche einige Gewebe bei diesem Prozesse spielen.

Schon bei der Reduktion von Planaria beschrieb ich, daß das Pigment der Augen schwindet, und äußerte die Ansicht, daß es möglicherweise nicht ausgeschieden, sondern wieder zugunsten anderer Gewebe verbraucht wird. Bei der Reduktion von Clavellina war der Zusammenhang durchsichtiger. Mit dem Zerfalle einer Masse von Geweben häufte sich das für Clavellina so charakteristische Pigment an, mit dem Beginne der Regeneration schwand es allmählich. Es schien mir deswegen, trotzdem es ein Zerfallprodukt war, doch die Fähigkeit zu besitzen, neue Verbindungen im Körper einzugehen, und deswegen vielleicht eine ähnliche Rolle zu spielen, wie das Asparagin und Glutamin der Pflanzen. Einen Pigmentschwund bei Hunger beobachtete auch Linko bei der Meduse Margellium retropunctatum, G. Wolff bei Regeneration der Tritonlinse. Pigmentanhäufung bei Zerfall verschiedener Gewebe sah Maas, Barfurth bei Degeneration des Kaulquappenschwanzes. Tornier erzielte nun jüngst, ohne von meinen Arbeiten Kenntnis zu haben, Resultate, welche sich mit meinen früher geäußerten Ansichten vollkommen decken. Die Pigmentkörner sind für ihn Reservestoffe. Doch muß ich auch hier betonen, daß natürlich nicht jedes Pigment als Reservestoff angesehen werden kann, da wir z. B. keinen Farbenwechsel, kein Bleicherwerden der Planarien bei Hunger sehen [12]).

Das Nervensystem nimmt bei Reduktion eine ganz besondere Stellung ein. Wie es dank einer großen Reihe von Untersuchungen an Säugern bekannt ist, widersteht dasselbe am längsten einer Zerstörung. Die Planarien scheinen diese Regel auch für die Wirbellosen zu bestätigen. Trotz seiner Differenzierung ist dieses Gewebe eines der standhaftesten, obgleich es andererseits fast jeder Regenerationsfähigkeit bar zu sein scheint.

Sehr eigenartig auf den ersten Blick ist die Stellung, die die Geschlechtszellen bei der Reduktion einnehmen. Ich konnte bei Hydra nachweisen, daß sie nicht nur bei voller Reduktion erhalten blieben, sondern sich sogar mächtig entwickelten, reife Samenzellen bildeten, und dies zu einer Zeit, als in der freien Natur die Individuen sich noch durch Knospung fortpflanzten. Hunger und

Reduktion scheinen also nicht nur eine Reifung zu ermöglichen, sondern sie sogar anzuregen.

Diese meine Beobachtung, so sonderbar sie mir auf den ersten Blick schien, steht nicht so vereinzelt da. Der normale monatelange Hunger des Lachses während der Reifung seiner Geschlechtszellen, die auf Kosten der Muskeln geschieht (Miescher), der eine Parallele in Gadus saida (nach Linko) zu haben scheint, ist genugsam bekannt. Schon vor längerer Zeit beschrieb Morpurgo, daß während des Hungers die Zellteilung in den Testikeln der Säuger nicht aufhört, obgleich sie, wie Grandis angiebt, nicht zu einer Neubildung von Spermatozoen führt. Bemerkenswert ist es, daß die Brunstzeit fast aller Tiere auf das Frühjahr fällt, resp. auf den Beginn der Regenzeit, also nachdem die Tiere während des Winter- oder Trockenschlafes mehr oder weniger stark gehungert hatten. Reservematerialien haben die Tiere meist keine Zeit, vor der Brunst aufzusparen. Wo, wie bei vielen Wirbellosen, Knospung und Entwickelung durch Geschlechtszellen einander ablösen, tritt letzterer Entwickelungsmodus nach der Abteilung der Knospen auf, also nach verlustreichem oder immerhin anstrengendem Wachstume. Keller gelang es durch Hunger, eine noch nicht vollständig entwickelte Phylloxera vastatrix in ein geschlechtsreifes, geflügeltes Individium umzuwandeln. Umgekehrt bemerkte Kammerer, daß stark ernährte Salamanderlarven in der Entwickelung ihrer Geschlechtsorgane zurückstehen [18]). Weismann ernährte die einen Larven von Musca vomitoria gut, die anderen schlecht. Die ersteren ergaben große geschlechtsreife Fliegen, die anderen kleine, aber auch geschlechtsreife und in gleicher Weise fruchtbare Tiere. Mangelhafte Ernährung führt in gegebenem Falle also nicht zu verspäteter Reife oder relativer Unfruchtbarkeit.

Daß die Bildung der Geschlechtsorgane in enger Beziehung zur Ernährung steht, ist den Botanikern nicht so neu. Im allgemeinen begünstigt eine gute Ernährung das Wachstum und die vegetative Vermehrung, eine schlechte die Vermehrung durch Geschlechtszellen. So haben die klassischen Experimente Klebs bewiesen, daß der Hunger die Vermehrungsphase bei Pilzen und Phanerogamen hervorruft. So wuchs eine Saprolegnie bei ihm 6 Jahre

ununterbrochen, doch konnte er jeden Moment durch schlechte Ernährung das Auftreten von Geschlechtszellen hervorrufen; ähnliches sah er bei Vaucheria und Glechoma hederacea. Nadelhölzer blühen bei schlechter Nahrung früher als normal. Endlich beschreibt Diels Fälle echter Neotenie (oder richtiger Progenese) bei Pflanzen. Auch nach diesem Forscher rufen ungünstige äußere Verhältnisse, wie eine dürre Erde und überhaupt Nahrungsmangel, ein früheres Blühen hervor, wodurch er den Nanismus der Kalkflore der Umgegend von Würzburg erklärt [14]).

Ob der Hunger selbst der auslösende Reiz der Vermehrung durch Geschlechtszellen ist, wobei eine solche Reaktion als zweckmäßig aufgefaßt werden kann, „eine Flucht aus der einstürzenden Hütte", wie sich Oken einmal ausdrückte, — oder ob der Hunger irgendwie eine Bedingung der Vermehrung ist, der Zusammenhang zwischen Gewebehunger und Geschlechtsreifungstätigkeit einerseits, zwischen reicher Fütterung und geschlechtlicher Untätigkeit andrerseits ist unzweifelhaft vorhanden [15]).

Im Falle von mangelnder äußerer Ernährung erweisen sich die Geschlechtszellen als echte Parasiten, welche den Körper aufzehren, worauf schon Noll bei Pflanzen hinwies, bei denen die somatischen Teile von den Griffelteilen bis zum Absterben ausgesogen werden. Ähnliches wies Faussek für ganze tierische Embryonen nach.

Dieses Überleben der Geschlechtszellen auf Kosten der somatischen wäre nur ein Spezialfall eines Überlebens des Embryonalsten auf Kosten des Differenzierteren, wie ja auch bei den Pflanzen die jüngeren Organe den älteren die Stärke entziehen. Auch bei den Tieren sterben bei Störung des Blutkreislaufes zuerst die differenzierten Zellen.

Die Umkehrbarkeit teilen die morphologischen Prozesse mit den chemischen und überhaupt mit dem Geschehen in der unorganischen Natur. Aber unsere Prozesse unterscheiden sich von einfachen physikalisch-chemischen Prozessen durch ihre, wenn man sich so ausdrücken könnte, Ungenauigkeit und Willkür. Wir brauchen uns nicht zu verwundern, da wir es ja mit sehr komplexen Komponenten zu tun haben, wenn sich bei der Rückentwickelung nicht

alle Stadien genau in umgekehrter Reihenfolge wiederholen; weist ja doch auch die progressive Entwickelung bedeutende Schwankungen und Ungenauigkeiten auf.

Damit könnten wir unsere Betrachtung beenden, denn soweit ergibt sie sich direkt aus den beobachteten Tatsachen; doch sind die Tatsachen andererseits selbst so allgemeiner Natur, daß sie weitere Fernblicke gewähren können. Vor allem glaube ich, daß sie für eine eventuelle Theorie der Vererbung eine Grundlage sein könnten.

Ich kann hier nur die Skizze einer Theorie geben und muß künftige Beobachtungen abwarten, um sie zu vertiefen und zu beweisen.

Das Faktum, daß der Organismus sich desorganisieren und von neuem organisieren kann, gehört ins Gebiet der Vererbung und nur dank der genialen Ausarbeitung seiner Theorie konnte Weismann die Aufmerksamkeit der Forscher von der Untersuchung des Zyklischen in den Lebensprozessen ablenken.

Aber um den Prozeß der Entwickelung und Reduktion als Zyklus aufzufassen, um zu verstehen, wie dieser Zyklus neue Eigenschaften in sich aufnimmt, muß man sich nach meiner Ansicht von zwei Irrtümern lossagen: Von der Idee des Polyzoismus und von der Ansicht Weismanns, die von den meisten Zoologen geteilt wird, wonach während des Lebens des Individuums erworbene Eigenschaften nicht vererbt werden.

Wir sahen, daß die Aufeinanderfolge in der Zerstörung der Teile bei Reduktion nicht vom Standpunkte eines Kampfes der Zellen untereinander und überhaupt nicht vom Standpunkte der Selbständigkeit der Zellen verständlich ist. Die Zellen ordnen sich sowohl bei Reduktion, als auch beim Wachstum und bei der Entwickelung des Organismus diesem unter. Doch wird gewöhnlich angenommen, daß dies früher nicht so war, daß diese Unterordnung nur allmählich

erreicht wurde, Schritt für Schritt mit der allgemeinen phylogenetischen Entwickelung der Tierwelt.

Der Frage der Individuation habe ich andernorts eine ausführlichere Darstellung gewidmet. In der Zurückführung der Eigenschaften auf Zellen und weiterhin auf Bionten und kleinste Lebenseinheiten, mit der Leugnung der Individualität als Endresultat, haben wir nur einen Spezialfall einer allgemeinen Methode [16]), die zwar, wie jede Analyse vieles aufdecken kann, aber doch den Widerspruch zwischen Einheit und Vielheit nicht aufhebt.

Speziell die Zellenlehre, auf die es uns hier ankommt, ist nicht imstande qualitative Unterschiede auf quantitative zurückzuführen und andererseits die Differenzierung aus den Gesetzen der Assoziation abzuleiten.

Daß sie selbst aber lange nicht über jeden Zweifel erhaben ist, d. h. als Theorie, als Lehre, daß jede organische Einheit durch Assoziation von geringeren Einheiten — enstanden ist, haben schon Ihering, Sedgwick, Whitman, Delage u. a. vor mir erkannt.

Erstens ist die Arbeitsteilung und Differenzierung auch ohne Assoziation möglich, auch ohne Teilung in Zellen (Lillie).

Zweitens bricht sich in der Experimentalzoologie immer mehr die Anschauung Bahn, daß die Individualität des Eies identisch mit derjenigen des reifen Tieres ist.

Drittens ist die volle Analogie zwischen Protozoen und vielzelligen Tieren, was Organe und Organellen betrifft, was die Erscheinungen der Regeneration, des Hungers etc. angeht, verständlicher, wenn wir diese Metazoen als Einheiten betrachten, als wenn wir in ihnen eine Kolonie von Protozoen sehen.

Viertens sind de facto die Zellen untereinander protoplasmatisch verbunden.

Die Entstehung der Metazoen aus Protozoen wäre auf dem Wege möglich, auf den Delage hingewiesen hat, daß nämlich, wie es wahrscheinlich wirklich bei Salinella geschieht, der einzellige Körper des Tieres plötzlich, ohne seine Form sonderlich zu ändern, in viele Zellen zerfällt. Einen ähnlichen Vorgang hat W. Dogiel

unlängst für ein neu entdecktes Mesozoon, welches er Haplozoon nannte, geschildert.

Um nicht den Faden der Darstellung zu verlieren, kann ich hier auf keine näheren Beweise eingehen, auch wären sie nur eine Wiederholung dessen, was ich andernorts gesagt habe. Jedenfalls liegt keine Notwendigkeit mehr vor, eine Assoziation beim Übergang von Protozoen zu Metazoen anzunehmen. Die weiteren Assoziationsstufen werden kaum noch von Zoologen angenommen. Das Metamer der Ringelwürmer wird nicht mehr als einst selbständiges Individuum angesehen, wie in Analogie dazu auch die Proglothiden des Bandwurmes (Spengel).

Also war in der Mehrzahl der Fälle in dem Reiche der Lebendigen das Ganze vor den Teilen (Aristoteles) und nicht umgekehrt.

Diese ganze Individualitätsfrage ist eng mit der Vererbungsfrage verbunden. Alle bestehenden Vererbungstheorien waren auf einer polyzoischen Auffassung des Organismus gegründet, und nur auf Grund einer Auffassung der Zelle als ganz selbständiger Einheit war eine scharfe Teilung in einzellige und mehrzellige Tiere möglich, in somatische Zellen und germinale. Weismann mußte z. B. den Einzelligen eine potentielle Unsterblichkeit zuschreiben und sie bei Metazoen leugnen, bei Protozoen eine Vererbung erworbener Eigenschaften annehmen, bei Vielzelligen sie für unmöglich halten. Mit einem Worte es mußten besondere Lebensgesetze für Protozoa und Metazoa konstruiert werden. Einige Autoren gehen noch weiter und erkennen bei den Pflanzen eine Vererbung erworbener Eigenschaften an, leugnen sie also nur bei den Metazoa. Mit anderen Worten die Entstehung der Arten geht bei den Metazoa nach anderen Gesetzen vor sich als bei Protozoa und Pflanzen. Je schärfer wir eben die Eizelle vom Ganzen trennen, um so künstlicher werden unsere Erklärungen der Vererbung.

Ich werde hier nicht alle Gründe, welche für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen, anführen, sie sind, was die Pflanzen betrifft von Constantin, Lotsy, Detto u. a. gesammelt worden.

Die zoologischen Beweise sind in der Polemik Semons und Weismanns analysiert.

Verletzungen werden, wie es scheint nicht vererbt, dieses nachgewiesen zu haben, ist kein geringes Verdienst der Weismannschen Anschauung.

Eine Reihe anderer Veränderungen wird vererbt. Doch muß man vor allem im Auge behalten, daß positive und negative Resultate nicht gleichwertig sind. Wenn wir hundert Experimente hätten, bei denen erworbene Eigenschaften sich nicht vererben und ein einziges, welches diese Vererbung zweifellos bewiese, so müßte das zur Anerkennung des Faktums genügen. Nur ist es wichtig zu untersuchen, was vererbt wird, unter welchen Bedingungen und in welchem Grade; daß nicht jede erworbene Eigenschaft und nicht immer vererbt wird, kann uns nicht verwundern.

Semon charakterisiert die Methode aller Experimente in dieser Richtung höchst treffend, als „experimentell bedingtes Neuauftreten einer Abänderung bei den Eltern; Wiederkehr der Abänderung bei Fortbleiben des abändernden Reizes bei den Nachkommen."

Diesen Bedingungen entsprechen die Versuche Fischers, Standfuss und Pictet, welche die Vererbung einer durch Temperatur veränderten Färbung bei Schmetterlingen beweisen[17]).

Zu den zahlreichen aus der Botanik bekannten Fällen kamen unlängt die Experimente von Klebs hinzu, nach denen künstlich hervorgerufene Verlaubungen der Infloreszenzen von Veronica chamaedris die Nachkommen zu Verlaubung und anderen Anomalien disponibel machen.

Schübler gelang es bekanntlich vom Klima abhängende Veränderungen in der Schnelligkeit der Reifung von Gerste den nächsten Generationen zu übermitteln. Auch in der Tierwelt konnte der alterierte Entwickelungsgang vererbt werden, indem Kammerer Salamandra atra, (normal vivipar) ovipar werden ließ, und Salamandra maculosa (normal ovipar) zur Viviparität zwang. Eine Vererbung der aufgezwungenen Fortpflanzungsart hatte in jedem Falle stattgefunden.

Der wichtigste Punkt ist die Frage über die Vererbung funktioneller Anpassungen und Ausgestaltungen. Werden auch diese vererbt, so ist der Einfluß der natürlichen Zuchtwahl nur gering zu bemessen, nur das lebensuntüchtigste und groteske ausmerzend[18]). Die funktionellen Anpassungen selbst sind durch die Gedanken und Arbeiten Roux für unsere Begriffe sehr vereinfacht und verständlich gemacht worden. Ob diese funktionellen Anpassungen nun vererbt werden, darauf käme es vor allem an. Experimente in dieser Richtung existieren sonderbarerweise nicht, trotzdem sie durch genaue Messungen und Zählungen bei stark in Anspruch genommenen Geweben bei Eltern und Nachkommen wohl möglich wären. Die Züchter glauben an diese Art der Vererbung und schreiben ihr die Schnelligkeit des heutigen Renners zu. Roux selbst sprach sich früher (1881) sehr bestimmt für eine Vererbung funktioneller Anpassungen aus[19]), doch ist sein Verhältnis zu dieser Sache seitdem ein zweifelndes und abwartendes geworden. Roux unterscheidet, wie bekannt, bei der Entwickelung eines Organs eine Periode der „selbständigen Organanlage", ehe das Organ noch zur Funktion kommt, und eine Periode funktioneller Entwickelung, in der die funktionellen Anpassungen vor sich gehen. Nun aber fällt die erste Bildung vieler der Funktion angepaßter „typischer" Strukturen und Organformen nach Roux (1881 S. 201, 1895 I. S. 805 u. 373, II. S. 231) schon in die Periode der selbständigen Organbildung, so daß die Periode funktioneller Entwickelung nur den schon richtig skizzierten Bau weiterbildet. Die Übergänge sind hier so allmählich, daß es wohl einer ungewöhnlichen Verblendung durch ein System bedarf, um anzunehmen, das betreffende Organ wäre bis zu dieser schwankenden Grenze durch Germinalselektion entstanden, während weiter plötzlich erst das Prinzip der funktionell Anpassung einsetzt. Es wäre zum mindesten einfacher, den gleichen Bau durch ein gleiches Prinzip zu erklären. Ist die Form der Knochen eine Folge ihrer Inanspruchnahme, so wird diese Form schon oft ziemlich detailliert in der organbildenden Periode ausgebaut. Auch Zschokke hat eine Reihe Beweise dafür angeführt, daß in teratologischen Fällen auch ohne Funktion der Bau der Knochen typische Anpassungen

zeigt. Auch die Gelenkflächen werden vor der Tätigkeit der betreffenden Muskeln angelegt und nur durch die Tätigkeit weiter ausgebildet. Dasselbe gilt in noch höherem Maße von den Zähnen. Auch der Verlauf der Blutgefäße entspricht oft den von Roux aufgestellten Regeln, ehe noch der Kreislauf durch dieselben beginnt. Im Trommelfell verlaufen die Fasern gleichfalls längs den Linien der größten Dehnung, d. h. radiär und konzentrisch. Nun ordnet sich im Trommelfell bei Säugern das Mesenchym schon in embryonaler Periode zu radiären Zügen vom Trommelfellring zum Manubrium des Hammers, also vor der Geburt und bevor wohl ein Geräusch diese Haut in Schwingung versetzt hat. Das Trommelfell am Ende der Schwangerschaft ist fast gleich demjenigen der Erwachsenen.

Die funktionellen Anpassungen scheinen mir deswegen einer der stärksten indirekten Beweise zugunsten einer Vererbung erworbener Eigenschaften zu sein.

Daß neu aufgetauchte, wenn auch atavistische Instinkte vererbt werden, wird durch die Untersuchung Schröders bewiesen. „Derartige abgeänderte Instinkte können unter den Nachkommen ohne Wiederholung des Erzeugungsreizes erneut auftreten."

Detto, De Vries, Weismann bemühen sich alle direkten Anpassungen (warum dann nicht auch die funktionellen?) auf eine Anlage der Geschlechtszellen zurückzuführen. Wenn man darunter nur versteht, daß, wenn eine Pflanze z. B. etwas Neues bildet, sie die Fähigkeit dazu schon besitzen muß und diese Fähigkeit endlich aus der Geschlechtszelle stammen muß, so lohnte es sich wahrlich nicht, auf einer so trivialen Wahrheit ein so gelehrtes und gewissenhaftes Werk, wie dasjenige Dettos aufzubauen. In der ganzen Lehre der Dichogonie sind die Worte Constantins gut angebracht: „Il y avait donc deux sortes de caractères innés, les uns innés proprement dits, les autres provoqués par les conditions ambiants. La scolactique n'a rien inventé de plus stérile que cette discussion". Mir kommen dabei die Worte in den Sinn, die Flourence einst über die Vererbungstheorie Buffons sagte: „On est confondu de voir un aussi beau génie, un esprit si net, se payer d'un mot et parcequ'il dit ce mot, s'imaginer qu'il explique un fait".

Wenn es sich nach den Resultaten der Hybridisationen ergibt, daß jeder neue Organismus das Resultat einer Kombination elterlicher und vorelterlicher Gameten ist, und ein neues Merkmal bei der Kreuzung nicht auftreten kann, so würde dieses Mendelsche Gesetz die Konstanz der Arten beweisen; denn es wären wohl gewisse Formkombinationen möglich, aber ein allmählicher Fortschritt irgend eines Organs wäre nicht durch die Kreuzungsgesetze erklärbar. Hier könnten die klassischen Untersuchungen De Vries über Oenothera anknüpfen. Oenothera Lamarckiana ergab wirklich mit einmal neue und beständige Formen. Aber Lotsy, sich auf die Kritik Batesons berufend, hält die Mutation nicht erwiesen, da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, daß die Mutanten nur analytische Varietäten im Sinne Batesons sind, worauf eine Reihe von Eigentümlichkeiten hinweise, besonders aber die große Zahl steriler Früchte. Infolgedessen werden wir vielleicht auch durch die Hybridisationstheorien einmal zu dem Ausspruche Spencers gezwungen: „Entweder es existiert eine Vererbung erworbener Eigenschaften, oder es gibt keine Evolution!“

Nach alle dem die Einheit des Organismus, seine Entelechie, um einen nicht ganz glücklich gewählten Ausdruck Driesch zu benutzen, erkennend[20]), und als Folge davon die Vererbung erworbener Eigenschaften annehmend, wollen wir versuchen, ob nicht die Gesetze rückläufiger Entwickelung einiges Licht auf die Frage der Vererbung oder Wiederholung morphologischer Prozesse werfen. Natürlich kann ich nur in den allgemeinsten Zügen auf jenen Weg hinweisen, der nach meiner Meinung zu einer Lösung des Rätsels führen könnte, und bin nicht imstande, eine vollendete Theorie zu geben. Doch bin ich überzeugt, daß das Faktum der Umkehrbarkeit der Entwickelungsprozesse zum Eckstein jeder morphogenetischen Theorie werden muß, da es immerhin das Geheimnisvolle der Erscheinung der Vererbung erworbener Eigenschaften sehr verringert.

Reinke sagt, die Vererbungsfrage behandelnd, folgendes vom Lamarckismus: „Besonders schwierig erscheint aber in bezug auf die

Vererbung somatogener Eigenschaften der Umstand, daß es sich dabei um Zurückverwandlung des Entwickelten, Komplizierten in das einfachere Unentwickelte, also um eine Umkehrung des Geschehens handeln müßte, da die Geschlechtszellen jedenfalls sehr viel einfacher gebaut sind, als die aus ihnen hervorgegangenen Gewebe, ein Vorgang, der im Reiche des Organischen bekanntlich meist nicht vorkommt, während bei nicht lebenden organischen Substanzen derartige Reduktionen etwas Gewöhnliches sind." Ähnlich sagte Roux schon 1881, die erworbene somatische Eigenschaft „müßte aus dem entwickelten (expliziten) Zustande in den unentwickelten, dem Keimplasma adäquaten Zustand zurückverwandelt, also „impliziert" oder involviert und transferiert werden" (s. 1895 I S. 214 II 61).

Die angeführten Erwiderungen fallen prinzipiell, sobald die Involution von Organen und ihre Rückentwickelung möglich ist. Natürlich bleibt dennoch das Verhältnis der Genitalzelle zur somatischen noch ein Rätsel, trotz des Involutionsgesetzes. Doch scheint mir das Rätsel kein prinzipielles mehr zu sein.

Nehmen wir an, daß eine Infusorie irgend eine Eigenschaft oder Anpassung erworben hat; bei der Teilung der betreffenden Infusorie bleibt diese Eigenschaft einfach unverändert erhalten, weswegen Weismann auch die Vererbung erworbener Eigenschaften bei Protozoen anerkennt[21]). Interessanter wäre es zu erfahren, was mit dieser Eigenschaft bei der Enzystierung der Infusorie wird. Sie wird bei der allgemeinen Involution augenscheinlich impliziert, und erscheint bei der neuen Entwickelung derselben Infusorie, nach Verlassen der Zyste, neu. Sie wird in den Entwickelungszyklus des Individuums aufgenommen. Diese Involution und Evolution in der Zyste eben müßte man mit der Entwickelung der Metazoen vergleichen, obgleich sie bei den Protozoen nicht mit einer Vermehrung verbunden zu sein braucht.

Wenn wir bei den Metazoen dasselbe hätten, d. h. eine periodische Involution der betreffenden Form, ähnlich wie wir sie bei Planaria und Hydra sahen, so würde das Wiederauftreten einer erworbenen Eigenschaft vielleicht prinzipiell verständlich sein[22]). Doch würde dieser Prozeß, ebenso, wie der Prozeß der Enzystie-

rung einer Infusorie nicht zu einer Vermehrung führen, er würde nur beweisen, daß eine erworbene Eigenschaft bei der Involution des Organismus festgehalten wird.

Wenn wir weiter annehmen, daß ein Protozoon eine neue Eigenschaft erwirbt, sich enzystiert, und daß sein Körper in der Zyste in mehrere Teile zerfällt, welche, nachdem sie sich befreit haben, auswachsen, so wäre das Wiedererscheinen einer erworbenen Eigenschaft bei der Nachkommenschaft auch verständlich.

Nehmen wir endlich ein solches Übergangstier, wie das erwähnte Haplozoon, d. h. eine infusorienähnliche einzellige Form. Sie lebt, paßt sich an und schnürt endlich einen Teil ihrers Körpers ab. Wenn dieser Teil, diese Geschlechtszelle wieder das Ganze mit der betreffenden Anpassung ergibt, so ist auch dieses uns vielleicht verständlich, obgleich keine sichtbare Involution vor unseren Augen vor sich geht. Das Gesagte bezieht sich auch auf solche einzellige Algen, wie Bryopsis u. a., welche in analoger Weise Geschlechtszellen abschnüren.

Wenn wir in einer dem Haplozoon ähnlichen Form den Übergang zwischen Proto- und Metazoen sehen, so hat die Bildung der Geschlechtszellen in eben beschriebener Weise eine große phylogenetische Bedeutung. Ob der Absonderung dieses Körperteiles eine Dedifferenzierung und Involution vorausgeht, ist nicht untersucht, aber sie ist wahrscheinlich. In diesem Falle würde der Vererbung eine Involution der betreffenden Eigenschaften vorausgehen, wie bei den Protozoen. Sollen wir nun annehmen, daß der Grad der Vererbbarkeit einer erworbenen Eigenschaft davon abhängt, ob die erwähnte Geschlechtszelle von Haplozoon sich etwa sehr früh absondert, vor der vollen Entwickelung des ganzen Tieres und vor dem Auftreten direkter Anpassungen beim letzteren[23])? Auf den ersten Blick sollten wir dieses erwarten. Aber in diesem Falle müßten wir ganz besondere Vererbungsgesetze annehmen, je nachdem, ob die Absonderung der Geschlechtszellen früher oder später vor sich geht. Hier stehen wir vor einem neuen Rätsel. Wir sind genötigt anzunehmen, daß mit dem Auftreten der Vielzelligkeit statt der Involution der ganzen Form (Protozoen) oder eines Teiles der-

selben (Haplozoon), eine Involution nur einiger Zellen vor sich geht (Coelenterata, Moniezia nach Child), oder diese Involution, diese rückgängige Entwickelung überhaupt unnötig gemacht wird, wie in allen Fällen frühzeitiger Absonderung der Geschlechtszellen.

Wir haben es hier mit einer Erscheinung zu tun, die wir auch in anderen Fällen finden, so bei ungeschlechtlicher Vermehrung durch Knospung und Teilung. Letztere ist wohl unzweifelhaft auf Grund der Regenerationsfähigkeit der betreffenden Tiere entstanden, ja nur ein spezieller Fall der Regeneration. Wir sahen, daß die Regeneration oft durch eine Entdifferenzierung von Zellen eingeleitet wird. So scheint es z. B. auch bei Ctenodrilus monostylos zu geschehen (Graf Zeppelin), während der ihm ganz nahe stehende Ctenodrilus pardalis (nach v. Kennel) schon vor der Teilung Knospungszonen bildet; d. h. bei Ctenodrilus pardalis sind embryonale Zellen schon da, ehe noch die Teilung vor sich geht, einerlei ob sie durch Dedifferenzierung oder durch Embryonalbleiben entstanden sind. Dort endlich, wo Teilung oder Knospung zum gewöhnlichen Vermehrungsmodus geworden sind, finden wir an den Stellen der zukünftigen Neubildungen schon eine sehr frühe Absonderung von Reservezellen, so z. B. bei Botryllus, bei stolonialer Knospung etc. Prinzipiell dasselbe finden wir bei Regeneration verschiedener Organe. Auch hier tritt statt Entdifferenzierung schon anderweitig funktionierender Zellen, die frühe Absonderung von Reservezellen ein. So haben wir für eine große Reihe von Geweben bei Menschen und den höheren Wirbeltieren, für die Matrikulargewebe Roux' (1902 S. 247) Reservezellen, Wachstumszentren, wie sie Schaper nennt, der ihnen eine spezielle Studie gewidmet hat.

Es ist bemerkenswert, daß wir gerade bei den niederen Tiergruppen eine späte Differenzierung der Geschlechtszellen und eine rückläufige Entwickelung derselben aus einem differenzierten Stadium haben; aber schon hier, da die Geschlechtszelle das ganze Tier bildet und nicht nur das Gewebe, von welchem sie einen Teil bildete, schon hier müssen wir für die Genitalzelle noch einen anderen Weg der Übermittelung von Veränderungen annehmen; umsomehr bei früher

Absonderung der Genitalzellen. „Wir haben uns ein System vorzustellen", sagt Semon, „wo jeder Teil einen Eindruck vom Ganzen erhält". Wie wir uns ein solches System darstellen, hängt von unserem allgemeinen Standpunkte ab: Die einen werden sagen: „die neue Fähigkeit wird an der richtigen Stelle in die Entelechie aufgenommen" (Spemann), andere (Semon, Pauly) werden sie durch das Gedächtnis der Materie erklären, die dritten, wie Loeb, durch die allgemeine Wiederkehr derselben physischen Prozesse. In jedem Falle können wir bis jetzt auf diese Frage nur durch wenig bestimmte Meinungen antworten.

Die ganze Frage wird dadurch sehr erschwert, daß eine funktionelle Anpassung z. B. durch einen bestimmten, mehr oder weniger spezifischen Reiz hervorgerufen wird. Bei der Vererbung dieser Eigenschaft wird der Reiz natürlich schon ein anderer sein und nicht außerhalb des Organismus, sondern in ihm selbst liegen. Es wird also der Prozeß vererbt, die ihn hervorrufenden Reize wechseln. Dabei geht jeder Teil, welcher anfänglich in strenger Abhängigkeit vom Ganzen entstand und sich entwickelte, wahrscheinlich in jenen Fällen, wenn ein Schwanken in Größe und Form des betreffenden Organes schon ausgeschlossen ist und seine Entwickelungsart schon streng festgesetzt ist, zur Selbstdifferenzierung (nach Roux) über, d. h. zu einer Differenzierung durch einen Reiz, der im Organe selbst liegt. Ein Beispiel dafür sehen wir in dem interessanten Experimente von Braus, nach welchem die Öffnung im Operkulum der Kaulquappe, durch welche die vordere Extremität hindurchgesteckt wird, auch bei Entfernung der auf die Operkulumwand drückenden Extremität dennoch sich bildet, d. h. durch Selbstdifferenzierung entsteht, während sie ursprünglich wohl durch mechanische Durchreißung gebildet wurde. Wenn jetzt bei vielen Anneliden eine Knospungszone noch vor der Teilung gebildet wird, so haben wir auch hier einen Reizwechsel, da ursprünglich natürlich die Dedifferenzierung der Zellen an diesen Stellen durch die Teilung des Tieres hervorgerufen wurde, resp. durch die Wunde. Solcher Beispiele könnten wir viele finden. Während die Regeneration, wie wir oben sahen, oft ein Hungern und dadurch Reduktion im zurückge-

bliebenen Teile hervorruft, tritt diese Reduktion bei Clavellina, wie oben erwähnt, schon vor der Regeneration ein, was wahrscheinlich auf Reizwechsel zurückzuführen ist.

Es ist interessant, daß eine ähnliche Erscheinung auch in der Psychologie zu beobachten ist. Auch dort erlischt eine instinktive Handlung oder ein Reflex nicht immer mit dem Fortbleiben des Reizes und kann durch einen neuen Reiz wieder hervorgerufen werden. Ich konnte noch nicht in Erfahrung bringen, ob von seiten der Psychologen diesem Faktum des Reizwechsels als solchem je eine größere Aufmerksamkeit geschenkt worden ist[24]).

Bei weiterer phylogenetischer Entwickelung wird alles neu Erworbene in immer frühere Stadien versetzt[25]). Diese Frage ist im Verein mit den Heterochronien in der Entwickelung der Organe ausführlicher in dem interessanten Buche Mehnerts behandelt.

Die Beobachtungen über Dedifferenzierung sollten die Möglichkeit rückgängiger Entwickelung beweisen, meine weiteren Betrachtungen über Individuation und Vererbung erworbener Eigenschaften können einige Hindernisse für eine auf dem Begriffe der Involution fußende Vererbungstheorie aus dem Wege räumen; meine Annahme der phyletischen Entstehung der Vermehrungsart durch Embryonalzellen auf dem Wege früher vor sich gegangener Involutionsprozesse und das Prinzip des Reizwechsels sollen den Weg zeigen, auf welchem weitere Aufklärung über unsere Frage zu suchen ist. Einen sehr wichtigen indirekten Beweis der Richtigkeit meiner Auffassung sehe ich in der engen Verbindung zwischen Ontogenie und Phylogenie. Daß die Ontogenie die Phylogenie wiederholt – ob unvollkommen, tachygenetisch, mit „Fälschungen", Cenogenesen und Heterochronien ist natürlich gleichgültig – ist ein Faktum. Dieses Faktum ist nur als elementarer Naturprozeß, als Entwickelungsgesetz an und für sich, nicht als Anpassung verständlich. Die Keimplasmatheorie muß diese Frage einfach stillschweigend umgehen. Unsere Anschauungen vom Zyklischen aller Entwickelungsprozesse und der Vererbung des Erworbenen fußen dagegen grade auf dem biogenetischen Grundgesetze – und darin liegt ihr Vorteil.

Wir stoßen hier auf neue, komplizierte Gesetze der Morphogenese, auf Grundgesetze der Biologie. Die Aufgabe ist hier: strenge Analyse. Die natürliche Zuchtwahl, ohne welche der Biologe keinen Schritt zu tun gewohnt ist, hilft hier nicht, sie antwortet nicht auf unsere Frage, geht nicht auf unsere Interessen ein.

Eine Verbindung zwischen der Chromosomenlehre und der Involution konnte ich bis jetzt nicht finden, trotzdem sie irgendwie bestehen muß.

Ich wiederhole zuletzt noch einmal, daß es meine tiefe Überzeugung ist, daß zwischen dem Ende des Individuums und seinem Anfange ein Involutionsprozeß liegt, und daß in diesem das Geheimnis der Vererbung verborgen ist.

Anmerkungen.

1. Das Wort „Involution", das oft für analoge Prozesse angewandt wurde, entspricht einem weiteren Begriffe; so versteht z. B. Barfurth darunter sowohl die phylogenetische Regression verschiedener Organe, die Verkleinerung des Uterus nach der Geburt, die Degeneration der Geschlechtsdrüsen und vieles andere. Roux gebraucht Involution auch synonym mit Implikation, also mit der Zurückverwandlung des komplizierten, entwickelten Somatischen in das einfachere Keimplasmatische, wie es bei seiner stark epigenetischen Auffassung zur Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften nötig wäre (Ges. Abh. II. S. 61). Eine Verwechselung unseres Begriffes der Reduktion mit der Reduktionsteilung der Geschlechtszellen ist wohl kaum zu fürchten.
2. So transplantierte Fischer einen Fuß eines Hühnerembryo auf den Kamm eines Hahnes. Hier wuchs er weiter, degenerierte aber später. Zahn transplantierte ein embryonales Femur auf die Niere, wo es auch anfänglich weiterwuchs, um nachher zu degenerieren. Ein Weiterwachstum transplantierten embryonalen Gewebes sah auch Ribbert.
3. Bei dem Myrianiden bildet ein Körpersegment bei der Teilung ein neues Tier mit Kopfsegment. Auch hier geht wohl eine bedeutende Reduktion voraus.
4. Morgan widmet einen besonderen Artikel der Aufzählung jener Fälle, wo das regenerierende Organ aus einem anderen Keim-

blatte entsteht, als bei der embryonalen Entwickelung. Der Fall mit dem Pharynx der Oligochäten, wonach derselbe bei embryonaler Entwickelung aus dem Ektoderm, bei Regeneration aus dem Entoderm entstehen soll, könnte eigentlich nun in Ruhe gelassen werden, seitdem Vejdovsky (nach Winkler) schon vor 5 Jahren auch während der Embryonalentwickelung seine Entstehung aus dem Entoderm sah. — Nach Ost und Reed sollen die Muskeln der Krustazeenextremitäten aus dem Ektoderm entstehen; doch haben wir es hier vielleicht nur mit dem bindegeweblichen Teile zu tun. Snedlage glaubt, daß auch bei der embryonalen Entwickelung der Krustazeen die Muskeln als Epithel-Muskelzellen aus den Ektoderm stammen; somit ist der Unterschied zwischen Regeneration und Embryonalentwickelung, was die Keimblätter betrifft, jedenfalls fraglich. Andererseits entstehen ja die Muskeln der Spinnen – einer immerhin nahen Gruppe, wie ich es nachweisen konnte und Friedrich bestätigte, bei Regeneration aus den Sarkoblasten der alten Muskeln. — Noch weniger scheint mir die Beobachtung Hazens zu beweisen, nach welcher der Ösophagus bei Regeneration der Aktinien sich aus dem Entoderm bildet. Erstens sagt Verf. nicht, wie lange sie das Tier hielt, und ob dasselbe nicht den Ösophagus nachträglich regenerierte, während wir anfänglich vielleicht nur einen Durchbruch des Darmes nach außen hatten, ähnlich wie man es oft bei Regeneration der Ringelwürmer beobachten kann, wo dieser Umstand anfänglich auch zu ähnlichen Anschauungen geführt hat. Endlich ist die Ösophagusbildung der Scyphozoa bei normaler Entwickelung ja einer der strittigsten Punkte der Morphologie.

5. R. Hertwig unterscheidet bei den Zellen zweierlei Wachstumsart: organotypisches und zytotypisches Wachstum. Das erstere ordnet sich dem Ganzen unter, wird also beschränkt, das letztere gehorcht nur den in der Zelle selbst gelegenen Kräften. Die Geschwulstzellen sind nach ihm solche, welche ihr organotypisches Wachstum in zytotypisches umändern. Dieses ist aber nichts Anderes als ein Embryonalwerden. Daß die Geschwülste erst

im späteren Alter auftreten, erklärt sich durch das allgemeine Gesetz, auf das W. Roux öfters hingewiesen hat, daß die Teile desto mehr Selbständigkeit gewinnen, je schwächer der Organismus wird.

6. Obgleich Woodruf bei Oxytricha (860 Generationen), Pleurotricha (429 Generationen), Gastrostyla (448 Generationen) eine Depressionsperiode beschreibt, so erholten sich diese Infusorien doch durch Zusatz von Fleischextrakt, d. h. wahrscheinlich durch Regulation ihrer Ernährung.
7. Bühler sieht in der Begrenzung des Wachstums gleichfalls eine Alterserscheinung; doch glaube ich, daß die Körpergröße überhaupt eher eine Anpassungserscheinung ist, als ein direktes Resultat der größtmöglichsten Propagationskraft des Organismus.
8. Die Pathologen, die über Hunger bei höheren Wirbeltieren gearbeitet haben, sind meist anderer Ansicht, so Rindfleisch, Statkewitsch, Morpurgo, Lukianoff, Lazarew, Downerowitsch; doch hatten sie meist mit absondernden oder Reservestoffe anhäufenden Zellen zu tun, deren Volumen natürlich beständig schwankt.
9. Ausführlicher ist die Frage über den realen Anteil des Kampfes der Teile in meiner Arbeit über Planaria und Hydra behandelt.
10. Trotzdem nicht immer gleich der höchst möglichste Grad der Zweckmäßigkeit erzielt werden mag. So sehen wir nach Valentin, daß die Prozentverhältnisse des Verlustes der einzelnen Gewebe während des Winterschlafes andere, zweckmäßigere sind, als während des gewöhnlichen Hungers.
11. Worauf die Frühreife und die Resistenz der Geschlechtszellen bei Reduktion hinweist.
12. Näheres über diese Frage vergleiche vor allem in meiner Arbeit über Clavellina.
13. „Es ist höchst bemerkenswert", sagt er, „wie sehr die von Schultz auf Grund seiner Versuche an Planarien und Hydra ausgesprochene Ansicht von der Beziehung zwischen Ernährungszustand und Geschlechtstätigkeit auch hier zu Recht besteht".

14. Hierher könnte man noch folgende Beobachtung beziehen. Wenn man ein Blatt einer Begonia oder Achimenes abschneidet, so bilden sich Adventivknospen, die sehr bald blühen, wenn das Blatt von einem gerade blühenden Exemplare genommen worden ist, sonst viel später. Goebel erklärt das frühzeitige Blühen dadurch, daß die Blätter blühender Exemplare ärmer an Reservematerial sind, weswegen auch ihre Knospen schwächer sind. Eine Schwächung aber begünstigt wiederum das Blühen.
15. Dieser Antagonismus zwischen Geschlechtszellen und somatischen beleuchtet auch manches psychologische Faktum. Die geschlechtliche Angeregtheit Tuberkulöser gehört vielleicht hierher, aber gleichfalls auch manche Vision der Asketen.
16. Dieselbe Methode hat in der Psychologie zu der Lehre Machs von den Empfindungskomplexen geführt und auch hier die Individualität aufzulösen gesucht. Ich kann mich nicht enthalten, dagegen die Worte Dilthey's anzuführen, weil seine psychologischen Anschauungen so analog dem sind, was wir morphologisch erkennen: „Der psychische Prozeß ist ursprünglich und überall von seinen elementarsten bis zu seinen höchsten Formen eine Einheit. Das Seelenleben wächst nicht aus Teilen zusammen, es bildet sich nicht aus Elementen; es ist nicht ein Kompositum, nicht ein Ergebnis zusammenwirkender Empfindungsatome: es ist ursprünglich und immer eine übergreifende Einheit. Aus dieser Einheit haben sich seelische Funktionen differenziert, verbleiben aber dabei an ihren Zusammenhang gebunden."
17. W. Roux sucht diese Vererbung der Wirkung früher stattgefundener Temperaturveränderungen dadurch zu erklären, daß bei diesen Einwirkungen das Keimplasma der Körperzellen und das der Geschlechtszellen gemeinsam und in gleicher Weise verändert worden sei; weshalb hier keine Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften vorliege, also auch keine Implikation und Translation anzunehmen nötig sei (1905 S. 217).
18. Die funktionelle Anpassung braucht selbst in der einfach schönen Fassung, in welcher sie von Roux dargestellt wird, durchaus

kein Resultat eines „Kampfes“ der Zellen oder Gewebe zu sein, sondern nur, wie Roux dargelegt hat, die Leistung der früher phylogenetisch nach ihm in solchem Kampfe gezüchteten Gewebsqualität, derjenigen, bei welcher der funktionelle Reiz zugleich trophisch, die morphologische Assimilation anregende Wirkung hat.

19. So sagt er (1880, siehe Ges. Abh. Bd. I. S. 124): „Sehen wir nun aber zu, wie die zufällig angeborenen und daher erblichen Eigenschaften, welche durch natürliche Zuchtwahl gehäuft worden wären, eigentlich beschaffen sein müßten, so finden wir, daß sie auf allen Stufen des Überganges immer genau das darstellen müßten, was die funktionelle Anpassung bereits schon gebildet hat, was aber infolge der ihrer Wirkung mangelnden Erblichkeit nicht auf die Nachkommen übertragbar gewesen wäre. . . . . Die Ableugnung der Erblichkeit der Wirkung der funktionellen Anpassung führt also zu ganz absurden Konsequenzen.“ — 15 Jahre später sagt er von der Vererbung erworbener Eigenschaften: „sofern dieses Wunder überhaupt vorkommt“ (s. a. Bd. I. S. 140).

20. *Ἐντελέχεια* bedeutet bei Aristoteles Realisation, im Gegensatz zu *δύναμις* (Potenz). Die Neoplatoniker brachten Mystik in diesen unnützen Begriff, verdunkelten ihn vollkommen, machten ihn vieldeutig und philosophisch unbrauchbar. Driesch gibt diesem Begriffe seine ursprüngliche entomologische Bedeutung eines geschlossenen Systems, welches sein Ziel in sich selbst trägt. Aber warum einen so unklaren vielumstrittenen Begriff hervorsuchen, der für den Philosophen eben so unangenehm ist, wie dem Physiologen die Lebenskraft!

21. Auch hier wären Experimente nötig. Was die Vererbung von Instinkten anbetrifft, wäre folgendes möglich: Metalnikoff beobachtete, daß Paramaecium imstande ist Nahrung zu wählen, d. h. daß es nach einiger Zeit aufhört Tusche- und Karminkörner, die ihm ja keine Nahrung bieten, zu verschlingen. Wenn wir die nächsten Generationen daraufhin prüfen würden, könnte uns dieses Experiment eine Antwort auf die Frage geben,

ob und wieweit erworbene Instinkte bei Protozoen vererbt werden.

22. Wir können natürlich nur von einer prinzipiellen Verständlichkeit dieses Prozesses sprechen. Ein faktisches Verständnis gibt keine einzige Theorie der Vererbung.
23. W. Dogiel teilte mir mit, daß er nun Zellbrücken zwischen der Mutterzelle von Haplozoon und den jüngsten Genitalzellen entdeckt hat.
24. Es tritt bei allen sexuellen Psychopatien klar zutage, wo der Geschlechtstrieb mit allen zusammenhängenden Reflexen durch heterogene Reize hervorgerufen werden kann.
25. So auch degenerative Erscheinungen. Die erbliche Ataxie und progressive Muskelatrophie tritt bei den Individuen der nächsten Generationen in immer früherem Alter auf (Bing).

Literaturverzeichnis.

Bardeen, D., Factors in Heteromorphosis in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 1903.

Barfurth, D., Regeneration und Involution. Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. I—XVI. 1891—1906.

Bizzozero, Wachstum und Regeneration im Organismus. Wiener Mediz. Blätter. Jahrg. 17.

Borst, Neue Experimente zur Frage nach der Regenerationsfähigkeit des Gehirnes. Zentralbl. f. normale u. pathol. Anat. Bd. I. 1904.

Boveri, Zellenstudien. V. Jen. Zeitschr. Bd. XXXIX. 1905.

Braun, Al., Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Leipzig 1851.

Braus, H., Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven. Ein Beitrag zur Kenntnis morphogener Korrelation und Regulation. Experim. Beitr. zur Morphologie. Bd. I. 1906.

Bühler, Alter und Tod. Biol. Zentralbl. Bd. XXIV. 1904.

Bütschli, Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anz. Bd. V. 1892.

Calkins, N., Studies on the life-history of protozoa. III. The six hundred and twenty three generation of Paramaecium caudatum. Biol. Bull. III, 1902.

Child, The Development of Germ Cells from differentiated Somatic cells in Moniezia. Anat. Anz. Bd. XXIX. 1906.

Cholodkowsky, N., Tod und Unsterblichkeit in der Tierwelt. Zool. Anz. V. Jahrg. 1882.

Constantin, M., L'hérédité acquise. Scientia. N. 12. 1901.

Crüger, Bot. Zeit. 1860.

Curtis, W., The life history, the normal fission and the reproductive organs of Planaria maculata. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. V. XXX. 1902.

Delage, Y., La conception polyzoïque des êtres. Revue scientif. T. IX. 1896.

Detto, K., Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Descendenzproblem. Jena 1904.

Diels, L., Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreiche. Berlin 1906.

Dilthey, W., Ideen über eine beschreibende und zergliedernde Psychologie. Sitzber. d. Preuss. Akad. d. Wiss 1894.

Dogiel, W., Haplozoon lineare und Haplozoon armatum, neue Mesozoenformen. Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersbourg. Bd. XXXVIII. Lief. 1. 1907.

Downerowitsch, Zur Lehre über Veränderungen des Rückenmarkes bei vollständigem Hunger (russisch). Bolnitschnaja Gazetta Botkina. 1892.

Driesch, H., Studien über das Regulationsvermögen der Organismen: 6. Die Restitutionen von Clavellina lepadiformis. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXIV. 1902.

— Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II. 1895.

Enriques, P., Sulle condizioni che determinano la coniugazione negli Infusori e del differenziamento sessuale nei Vorticelli di Bologna 1906. Atti Accad. Lincei Rend. (5) V. XIV. 1905.

Farmer, Moore und Wilkens, Über die Ähnlichkeit zwischen den Zellen maligner Neubildungen beim Menschen und denen normalen Fortpflanzungsgewebes. Biolog. Zentralbl. Bd. XXIV. 1904.

Faussek, V., Parasitismus der Anadontalarve. Mém. Acad. de St. Pétersbourg. VIII. sér. Vol. XIII. 1903 (russisch).

Fischer, E., Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entom. Bd. VI. 1901.

Friedrich, P., Regeneration der Beine und Autotomie der Spinnen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XX. 1906.

Goebel, K., Über Regeneration im Pflanzenreiche. Biol. Zentralbl. Bd. XXII 1901.

Goette, Über den Ursprung des Todes. Hamburg und Leipzig 1885.

Graf, A., Eine rückgängig gemachte Furchung. Zool. Anz. Bd. XVI. 1894.

Greeley, A., Further studies on the effect of variation in the temperature in animal tissues. Biol. Bull. Woods Hall. Vol. V. 1903.

Hansemann, Die mikroskopische Diagnose der bösartigen Geschwülste. Berlin 1897.

Hazen, A., Regeneration in the Anemone Sagartia luciae. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 1903.

Hertwig, R., Über physiologische Regeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena. Bd. VI. 1904.

Hertwig, O., Zeit- und Streitfragen der Biologie. I. Präformation oder Epigenese.

Janicky, C. v., Über Ursprung und Bedeutung der Amphimixis. Biol. Zentralbl. Bd. XXVI. 1906.

Jickeli, Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels usw. Berlin 1902.

Iwanoff, P., Die Regeneration bei Spirographis spallanzanii. Trav. Soc. Natur. St. Pétersbourg. Vol. XXXVII. livr. 1. 1907.

Kammerer, P., Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVII. 1904.

Kammerer, P., Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXV. 1907.

Kasanzeff, W., Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Dissert. Zürich 1901.

Keller, C., Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf Phylloxera vastatrix. Zool. Anz. Bd. X. 1887.

Kennel, J. v., Über Ctenodrilus pardalis. Arb. d. Würzb. Zool. Inst. Bd. V. 1882.

Klebs, G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

— Über künstliche Metamorphosen. Arch. Naturf. Gesellsch. Halle. Bd. XXV. 1906.

Korschelt, E., Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit anderen wirbellosen Tieren. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1906.

Kulagin, N., Zur Biologie der Infusorien. Le Physiologiste russe. T. I.

Lange, Fr., Geschichte des Materialismus und Kritik seiner Bedeutung in der Gegenwart. VII. Aufl. Leipzig 1902.

Levi, G., Studi sulla grandezza delle cellule. Arch. Ital. Anat. Embr. Firenze. Vol. V. 1906.

Lillie, J., Some notes on Regeneration and Regulation in Planarians. I. Americ. Nat. Vol. XXXIV. 1900.

Linko, A., Observations sur les méduses de la mer Blanche. Trav. Soc. Nat. St. Pétersbourg. T. XXIX. livr. 4. 1900.

— Untersuchungen über das Plankton des Barents-Meeres. Wissenschaftlich-praktische Murman-Expedition. St. Petersburg 1907 (russisch).

Loeb, J., On the Transformation and Regeneration of organs. Americ. Journ. of Physiol. Vol. IV. 1900.

— Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.

Loisel, G., Sur la sénescence et sur la conjugaison des Protozoaires. Zool. Anz. Bd. XXVI. 1903.

Lotsy, S., Vorlesungen über Descendenztheorien. Bd. I. Jena 1906.

Lukianow, S., L'inanition du noyau cellulaire. Revue scientif. 1897.

Mach, Die Analyse der Empfindungen. Jena.

Mehnert, Kainogenesis. Jena.

— Biomechanik. Jena 1898.

Metalnikoff, S., Über die Ernährung der Infusorien und ihre Fähigkeit Nahrung zu wählen. Trav. Soc. Imp. Nat. St. Pétersbourg. T. XXXVIII. livr. 1. 1907.

Metschnikoff, Mesnil et Weinberg, Recherches sur la vieillesse du perroquet. Études biologiques sur la vieillesse. II. Ann. Inst. Pasteur. T. XVI. 1902.

Miescher, Der Hunger des Rheinlachses. Histogenetische und physiologische Arbeiten von Miescher. 1897. Bd. II.

Monti, R., Il rinnovamento dell' organismo dopo il letargo. Monitore Zool. Ital. XVI. 1905.

Morgan, Th., Germ Layers and Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. XVIII.

Morpurgo, Sur la nature des atrophies par inanitions chez les animaux à sang chaud. Arch. Ital. de Biol. T. XII. 1887.

Noll, F., Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Zentralbl. Bd. XXIII. 1903.

Ost, J., Regeneration der Extremitäten bei Arthropoden. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXII. 1906.

Pauly, Darwinismus und Lamarckismus. München 1905.

Pictet, E., Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. Mém. Soc. physique et d'histoire nat. de Genève. T. XXXV.

Rand, H., Regeneration and Regulation in Hydra viridis. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IX. 1899.

Reed, M., Regeneration of the first leg of the cray-fish. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXII. 1906.

Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie. 1907.

Ribbert, H., Über Veränderungen transplantierter Gewebe. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VI. 1897.

— Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VII. 1898.

Römer, O., Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen marinen entoprokten Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV. 1906.

Roux, W., Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech. I. Leipzig 1905.

— Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881. Auch in: Gesammelte Abhandl. I.

— Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Bd. I. Funktionelle Anpassung. Leipzig 1895.

— Über die Selbstregulation der Lebewesen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII. 1902.

Schaper, A. u. Cohen, Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIX. 1905.

Schiefferdecker, Über das Verhalten des Bindegewebes bei der Hypertrophie und Atrophie der Muskeln und über die Schlüsse, welche man aus diesem Verhalten auf eine Symbiose zwischen den verschiedenen Körpergeweben machen kann. Sitzber. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde in Bonn (med. Sekt.). 1903.

Schröder, Chr., Über experimentell erzielte Instinktvariationen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1903.

Schübler, Die Pflanzenwelt Norwegens. I 1873.

Schultz, E., Über Reduktionen. I—III. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVIII. XXI. XXIV. 1904. 1906. 1907.

— Über Verjüngung. Biolog. Zentralbl. Bd. XXV. 1905.

— Über Individuation. Biolog. Zentralbl. Bd. XXVII. 1907.

Sedgwick, Further Remarks on the Cell-Theory, with a Reply to Mr. Bourne. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXXVII. 1894.

Sedgwick, Remarks of the Cell-Theory. III. Congrès Intern. Zool. Leyde 1896.

Semon, R., Die Mneme. Leipzig 1905. 2. verbesserte Auflage. Leipzig 1908.

— Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie. IV. Jahrg.

Simon, S., Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XL. 1904.

Snedlage. Zool. Jahrb. (Morph.) Bd. XXI. 1905.

Spallanzani, L., Prodromo di un opera sopra le riproduzioni animali. Modena 1768.

Spemann, H., Zum Problem der Korrelation in der tierischen Entwickelung. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. XVII. 1907.

Spencer, H., Die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl. Biol. Zentralbl. Bd. XIII. 1893.

— Weismanisme once moore. Cent. Review. 1894.

Spengel, Die Monozoische Natur der Cestoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXII. 1905.

Standfuss, M., Gesamtbild der bis Ende 1889 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridisationsexperimente. Insektenbörse. Bd. XVI. 1899.

Statkewitsch, O., Über Veränderungen des Muskel- und Drüsengewebes, sowie der Herzganglien beim Hungern. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. Bd. XXXIII. 1894.

Stevens, N., Regeneration in Planaria lugubris. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII. 1907.

Stoppenbrink, F., Die Geschlechtsorgane der Süsswassertricladen im normalen und im Hungerzustande. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1905.

Thacher, H., The regeneration of the pharynx in Planaria maculata. Americ. Natur. Vol. XXXVI. 1902.

— Absorption of the Hydranth in Hydroid Polyps. Biol. Bull. Vol. V. 1903.

Tiberti, N., Sur les fines altérations du pancréas consécutives à la ligature du conduit de Wirsung. Arch. Ital. de Biol. T. XXXVIII. 1902.

Tornier, G., Nachweis über die Entstehung von Albinismus, Melanismus und Neotenie bei Fröschen. Zool. Anz. 1907.

Valentin, G., Beiträge zur Kenntnis des Winterschlafes der Murmeltiere. 27 Mitteil. 1857—1888. In Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere. Zitiert nach L. Merzbacher, Allgemeine Physiologie des Winterschlafes. Ergebn. d. Physiol. Bd. III. 1904.

Verworn, M., Allgemeine Physiologie. Jena.

Wallengren, M., Inanitionserscheinungen der Zelle. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. I. 1902.

Weismann, Regeneration. Jena 1892.

— Über die Dauer des Lebens. Jena 1882.

— Über Alter und Tod. Jena 1884.

— Germinalselektion. Jena 1896.